

Szegedi Tudományegyetem  
Ökológia Tanszék  
Természetvédelmi Ökológia Doktori Program

# **Orthoptera közösségek szerveződése izolált élőhelyeken**

Ph.D. értekezés

Krausz Krisztina

2001

Szeged

# Tartalomjegyzék

1. Bevezetés.....	1
1.1. Rovarközösségek és vizsgálatuk.....	1
1.2. Orthoptera együttes – közösség – társulás.....	2
1.3. Az Orthoptera rovarok jelentősége és kutatottsága.....	3
1.4. Elszigetelt élőhelyek – „szárazföldi szigetek”.....	5
1.5. Orthoptera rovarok elszigetelt élőhelyeken.....	6
1.6. Élőhely szigetek biotájának sajátos léptékfüggése.....	7
1.7. A magyarországi kunhalmok rövid jellemzése.....	8
2. Célkitűzések.....	10
3. Orthoptera közösségek fajösszetétele és szerkezetváltozása kunhalmokon....	11
3.1. Vizsgált területek.....	12
3.2. Módszerek.....	13
3.3. Eredmények.....	14
4. Közösségszerkezet eltérése a véletlenszerűtől.....	18
4.1. Módszer.....	18
4.2. Eredmények.....	19
5. Háttérváltozók hatása izolátumok Orthoptera közösségeire .....	20
5.1. Kunhalmok.....	20
5.1.1. Módszer.....	20
5.1.2. Eredmények.....	20
5.2. Hegyi rétek (Svájc).....	21
5.2.1. Vizsgált terület jellemzése.....	21
5.2.2. Módszer.....	22
5.2.3. Eredmények.....	23

6. Eltérő szukcessziós stádiumok Orthoptera közössége (SNP).....	24
6.1. Vizsgált terület.....	24
6.2. Módszer.....	24
6.3. Eredmények.....	25
7. Háttérváltozók hatása nem izolált élőhelyek Orthoptera közösségeire.....	27
7.1. Vizsgált terület (Pusztaszeri Tájvédelmi Körzet).....	27
7.2. Módszer.....	27
7.3. Eredmények.....	28
8. Elemi kölcsönhatások Orthoptera populációk között.....	30
8.1. Módszer.....	30
8.2. Eredmények.....	30
9. Az elszigeteltség hatása izolátumok Orthoptera közösségeire.....	32
9.1. Módszer.....	32
9.2. Eredmények.....	33
9.2.1. Elszigeteltség hatása .....	33
9.2.2. Legközelebbi gyepes élőhelyek hatása.....	34
9.2.3. Eltérő migrációs képesség jelentősége.....	37
9.2.4. Magashegyi rétek elszigeteltségének hatása (SNP).....	38
10. Populációsztű különbségek az izolátumok Orthoptera együtteseiben.....	40
10.1. Módszer.....	40
10.2. Eredmények.....	41
10.2.1. Gyakorisági megoszlások.....	41
10.2.2. Az egyes háttérváltozók hatása.....	41
10.2.3. Specialista-generalista jelleg.....	42
11. Diskusszió.....	45
12. Eredmények összefoglalása.....	52

13. Köszönetnyilvánítás.....	58
14. Summary of the results.....	59
15. Irodalomjegyzék.....	64



# 1.Bevezetés

## 1. 1. Rovarközösségek és vizsgálatuk

A szünbiológiai kutatásokban ismét felfutó közösségi ökológiai áramlatok nem kerültek el a rovarökológusokat sem. Számos, a rovarközösségek kialakulásával, szerveződésével foglalkozó tanulmány jelent meg az utóbbi évtizedekben hazánkban is (Gallé 1994, 2000, Györfy 1993). A szerzők eltérő módon hangsúlyozzák a rovarközösség szerveződésében az exteriőr tényezők, elsősorban az élőhely tulajdonságainak befolyásoló hatását (Jermy 1972, 1983, Papp 1993, Southwood et al. 1979) és a közösségek belső szabályozó mechanizmusait, az inter és intraspecifikus kapcsolatok fontosságát (Bose and Davidar 1990, Denno et al. 1995, Strong et al. 1984).

Ezen utóbbi tényezők jelentőségét kevésbé, vagy egyáltalán nem tartják fontosnak a növényevő rovarok közösséggé szerveződésében. Ahogy Jermy már 1972-ben megállapította, a növényevő rovarok állandó táplálékbősége nem teszi szükségessé a közösségeken belül a táplálékért folyó versenyt. Más közösségi ökológusok is úgy tartják, hogy a növényevők egyedszámát inkább korlátozza a ragadozók száma, mint sem a táplálék mennyisége (Slobodkin et al. 1967, Hairston 1989). Lawton (1960) híressé vált cikke szemléletesen mutatja be, hogy a saspáfrány bizonyos részein való táplálkozásra specializálódott rovarpopulációk nem használják ki teljesen a rendelkezésre álló táplálékforrást. Az a tény, hogy a fitofág rovarok többségének (78-80 %) táplálkozási specializációja szűk, szintén csökkenti a fajok közötti verseny valószínűségét (Begon et al. 1990).

Az utóbbi évtizedekben azonban megsaporodtak a növényevők közötti kompetícióra vonatkozó megfigyelések, kísérletek, ezért két kutatóműhely (Begon et al. 1990) elérkezettnek tartotta az időt a fitofág rovarfajok közötti verseny gyakoriságának vizsgálatára. Munkájukból azt a következtetést vonták le, hogy nem jelentős a verseny a lomb- és levélfogyasztók körében, de közösség szerkezetet struktúráló hatása fontos lehet a táplálkozási guildeken belül. Néhányan úgy tartják, hogy alkalmasabb

hogy alkalmasabb növényfoltokért, tojásrakóhelyekért kialakulhat verseny levélfogyasztó növényevő rovarok között is (Evans 1989, Hilker 1989, Claridge and Wilson 1976).

## 1.2. Orthoptera együttes - közösség - társulás

Hasonló dilemma előtt állunk, ha egyenesszárnyú rovar együtteseket vizsgálunk, mely együttesek nagy részét növényevő populációk alkotják, de nem elhanyagolható a ragadozó egyenesszárnyúak (elsősorban a szöcskék) szerepe sem az életközösségekben.

Felmerülhet a kérdés, hogyan nevezzük a vizsgált Orthoptera populációk halmazát, hiszen, ha a keszthelyi, II. Magyar Ökológus Kongresszus szellemét és annak eredményeképpen alkalmazott nomenklaturát vesszük figyelembe, együttesnek nevezhetjük a koegzisztens populációk halmazát, melyekről kapcsolatokat nem tételezünk fel, viszont a közösségeknél feltételezzük a populációk közötti kölcsönhatásokat. Társulásról akkor beszélhetünk, ha az elemi interakciókat bizonyítottuk is.

Az egyenesszárnyú rovarok stabilitását legegyszerűbben a dominancia viszonyaik állandóságával vizsgálhatjuk, mely egyúttal valamiféle szervezettségre is utalhat. A dominanciaviszonyok állandósága azonban nem kielégítően bizonyítja a közösség meglétét. Az Orthoptera együttesek szervezettségét - más szünbiológiai objektumokhoz hasonlóan - egyrészt mintázati szinten, másrészt a háttérmechanizmusok, elsősorban a kompetíció, predáció kimutatásával tesztelhetjük. Egyik sem könnyű feladat.

Néhány tanulmány foglalkozik az Orthoptera-populációk között lehetséges interspecifikus kölcsönhatásokkal, melyben kimutatták a kompetíció és a predáció jelentőségét (Belovsky 1990, 1991, Belovsky and Slade 1993, 1995, Chase 1996, Chase and Belovsky 1994, Joern and Klucas 1993, Kripner 1991, Ritchie and Tilman 1992)

Rácz (1997) szerint a hasonló élőhelyi feltételek között szerveződött egyenesszárnyú csoportosulások közösségként is felfoghatók. Az Orthoptera közösségek kialakulásának és struktúráldásának vizsgálatakor nem elhanyagolható tényező a fajok táplálékpreferenciája sem és annak megváltozása a szervezettség növekedésével. A

populációk e tulajdonságai kevésbé kutatottak, bár Nagy (1950a, 1950b) munkáiban találhatunk néhány fajról ilyen adatot. A kialakult táplálkozási kapcsolatok jelentőségét emelik ki Nagy (1944, 1953b) és Olfert (1990) munkái.

A szerzők legnagyobb része azonban mégis az élőhely tulajdonságainak döntő befolyását hangsúlyozza az egyenesszárnyú rovarközösségek struktúrájának kialakításában. Legfontosabb tulajdonságok közé sorolható a vizsgált élőhely vegetációjának szerkezete, fajösszetétele és térbeli mintázata (Quinn et al. 1991, Joern and Lawlor 1981, Kemp et al. 1990, Joern 1979, Nagy 1953, Rácz 1993). Az Orthoptera közösségek fajgazdagsága, diverzitása és a vegetáció fajgazdagsága, diverzitása között mutatott ki összefüggést Quin és Walgenbach (1990). A mikroklíma befolyásoló hatását mutatta ki Kemp (1992) és Kohlmann (1996). Wallaschek (1995) szerint az Orthoptera többsége nem az adott növényhez, hanem inkább, mint fizikai környezetnek kötődik.

A fentiek figyelembevételével, az elemi interakciók feltételezhetősége miatt használhatjuk a közösség elnevezést is az Orthoptera populációk halmazára.

### **1.3 Az Orthoptera rovarok jelentősége és kutatottsága**

Számos kutató kimutatta, hogy az Orthoptera rovarok szorosan kötődnek az egyes vegetációs foltokhoz, ezért alkalmasak különböző nyílt növénytársulások jellemzésére (Rácz 1993). Fajszaúmuk megfelelően, de nem kezelhetetlenül nagy, a hazánk területét nagy számban borító fátlan területeinek biomassza tekintetében egyik jelentős képviselői (Szőnyi and Kincsek 1986), ezért fontos szerepe lehet a táplálkozási hálózatokban. Faj és egyedszámösszetételük változásával nyomon követik az élőhelyen bekövetkezett természetes (pl. szukcesszionális), vagy mesterséges (legeltetés, kaszálás) változásokat (Báldi and Kisbenedek 1997), ezért alkalmasak az egyes élőhelyek hosszú távú monitorozó vizsgálatára. Egy habitatban jelenlevő fajegyüttes, ha a fajok kolonizációjára és szelektákódására megfelelő idő áll rendelkezésre, az adott habitattípusra jellemzővé válik (Nagy 1997). Továbbá e rovarok populációi is hatnak a növénytársulásokra, részben fogyasztással, részben ürülékükkel és a talajba kerülő cellulózbontó baktériumok által (Joern 1983, Györffy and Szőnyi 1989). White (1978) vizsgálatai

során azt tapasztalta, hogy az Orthoptera rovarok hatása nem is annyira fogyasztásukban, hanem inkább jelenlétükben, rágásukban, növényekre gyakorolt nyomásukban mérhető, hasonlóan a század elejéről származó hazai sáskajárásokkal foglalkozó cikkek tapasztalataihoz (Jablonowski 1926, Kadocsa 1952).

Több munkában felvetődik, hogy a fent felsorolt tényezők mellett figyelembe kell venni néhány Orthoptera faj jobb migrációs képességét is, mely módosíthatja a növényzethez való kötődés mértékét, különösen elszigetelt élőhelyen. Így fordulhat elő, hogy a térben egymáshoz közelebb eső, de növényzetükben eltérő élőhelyek Orthoptera együtteseai hasonlóak lesznek (Krausz et al. 1995), és kimutatható egyfajta regionális elterjedésbeli különbség (Krausz et al. 1999). Ez a viselkedésük magyarázhatja a sáskák kevésbé érzékeny élőhelyheteromorfiaát indikáló képességét a Bugaci homokbuckás terület kis térléptékű foltjaiban (Gallé et al. 1987, Szőnyi and Kincsek 1989).

Nem egészen tisztázott még az egyes populációk mobilitási hajlama, menekülésükkor és zavartalan állapotban megtett út távolsága, bár egyre több faj ezirányú vizsgálata kerül előtérbe (Hartmann and Reich 1998, Janssen and Reich 1998, Szővényi 1999, Altmöös 2000). Az egyes Orthoptera fajoknak tulajdonított jó migrációs képesség azonban nem zárja ki, hogy zavartalan területeken hosszabb ideig helyben maradjanak (Pápai és Krausz 1998). Külön érdekessége a csoportnak a hangadás, annak felhasználási lehetősége mind az egyedek detektálásában, denzitásbecslésben, hasonló habitusú fajok elkülönítésében, az elemi interakciók vizsgálatában (Fischer et al. 1997).

A hazai orthopterológiai kutatásokat Frivaldszky (1867) alapvető tanulmánya indította el. Azóta megjelent fontosabb összefoglaló munkák (Pungur 1900, Redtenbacher 1900) mellett főként a hazai sáskajárásokkal foglalkoznak a század elejéről származó cikkek (Jablonowski 1906, 1923, Kadocsa 1947). Jelentősebb faunisztikai közlemények születtek Hermann (1871), Nagy. pl. 1943, 1944, 1953, 1986), Kis (1959, 1961a, 1961b), Adamovicz (1970) tollából. Állatföldrajzi témával foglalkozik Nagy (1974, 1987), Kis (1979, 1980) Rácz (1999) tanulmányai. Az ökofaunisztikai munkákban az Orthoptera közösségek faji összetételét és mennyiségi viszonyait vizsgálja Nagy (1949-50, 1958), Gausz (1970a, 1970b), Gallé és Gausz (1971). A közösségi összetételek leírását másféle

információval is összekötve, a struktúrák mögötti háttérváltozók, külső faktorok feltárását olvashatjuk a hazai kutatók újabb cikkeiben.

Mindezek ellenére vannak még fehér foltok az egyenesszármáyú rovarok ismeretében, ha csak a Német Orthopterológiai Társaság vagy az Orthopterists' Society kutatási témáira, taglétszámára, önálló folyóiratára, önálló konferenciáira gondolunk, leszámítva az országok nagysága közti különbségeket is, van még mit tennie a hazai orthopterológusoknak.

#### **1. 4. Elszigetelt élőhelyek - „szárazföldi szigetek”**

Mióta az ún. szigetbiogeográfia törvényszerűségeit (MacArthur and Wilson 1963) szárazföldi szigetekre is alkalmazták (Diamond and May 1976) és eredményeit a természetvédelemben is hasznosították (Wilson and Willis 1975), számos esettanulmány született elszigetelt élőhelyek növény- és állatközösségeinek tanulmányozására.

A természetes és természetközeli élőhelyek, fokozódó emberi beavatkozás miatti, egyre gyorsuló feldarabolódása és a fragmentumok elszigetelődése ma már a természetvédelmi biológia és a természetvédelem egyik legfontosabb problémája, hiszen az elszigetelődés gyakran az eredeti életközösségek fajkészletének megváltozásával, egyes fajok eltűnésével, az elemi kölcsönhatások átalakulásával jár együtt.

A természetvédelmi tervezésekor az ilyen élőhelyeken figyelembe kell venni a SLOSS dilemma tanulságait, a megnövekedett szegélyhatás következményeit, a faj-poolként szolgálható nagyobb természetes élőhelyek megszűnését, az egyes izolátumokat összekötő zöld folyosók előnyeit és hátrányait. A konkrét védelmi tevékenység megszervezéséhez ismernünk kell azokat a kutatási eredményeket, melyek az izolált helyzetű életközösségekre, azok összetételére, fajgazdagságára, sérülékenységre vonatkoznak. E tekintetben fontosak az ilyen esettanulmányok elvégzése.

Egyes tanulmányok az elszigetelt élőhely nagyságának hatását tanulmányozzák (Gallé et al. 1991, Davies and Margules 1998), mások az elszigeteltség mértékének befolyását az

ott élő rovarközösségek összetételére (Kindvall 1996). Az elszigetelt élőhelyek közötti összekötő sáv szerepét tanulmányozták Gallé és munkatársai (1995) a Tisza völgyében több rovarcsoporton, Vermeulen és Veenbas (1991) futóbogarakon. Az izolátumok térbeli távolsága és kabócaközösségeik hasonlósága között mutatott ki összefüggést Molnár és Györfly (1999).

Mindegyik munkában előkerül valamilyen új szempont vagy eredmény, mely előbbre viheti ezeknek az élőhelyszigeteknek mind jobb megismerését és megőrzését.

## **1.5. Orthoptera rovarok elszigetelt élőhelyeken**

Az egyenesszárnyú rovarokra vonatkozó tanulmányok többsége az izoláltság hatásait egy-egy populációra nézve vizsgálja, pl. az izolátumok közötti mozgás lehetőségeiről (Mabelis and Mekenkamp 1996), a foltok méretének hatásáról (Gerber and Templeton 1996), vagy az izolátum foltosságának jótékony hatásairól (Kindvall and Ahlen 1996) szól.

Arról a kérdésről, hogy hogyan hatnak a külső háttérváltozók és belső mechanizmusok az Orthoptera közösségekre fragmentálódott, elszigetelt élőhelyeken, kevesebbet tudunk (Herrmann 1995, Krausz et al. 1999, Krausz et al. 2000). Az elszigeteltség mértéke különbözőképpen befolyásolja az ott élő egyenesszárnyú rovarközösségek összetételét. A közösségek elszigetelődésénél figyelembe kell venni az izolátum méretét, a legközelebbi természetközeli élőhely távolságát, a migrációra kényszerítő hatásokat (pl. legeltetés, kaszálás, egyéb zavarás), és a migrációt akadályozó tényezőket is (pl. közút, víz, szántó, monokultúra átjárhatósága az egyes Orthoptera populációk számára stb.).

A közösségek elszigetelődése függ az egyes populációk migrációs képességétől is. Nagy (1991) csoportosította a sáska és szöcskefajokat kolonizációs képességeik, szárnyhosszúságuk és mozgékonyosságuk alapján, mely jó kiindulási lehetőséget biztosít az eltérő migrációs képességek figyelembe vételére izolátumdinamikai vizsgálatokban. Ugyancsak rekolonizációs vizsgálatokat végzett feketefenyvesből újonnan alakított tisztásokon Nagy (1996). Ezeken a tisztásokon kevés állandó, sok alkalmi fajból álló labilis összetételű együttes alakult ki.

## 1.6. Élőhely szigetek biotájának sajátos léptékfüggése

A szigetbiogeográfia elméletének kidolgozásakor a sziget fogalma egyértelmű volt, a sziget minden oldalról vízzel körülvett, a kontinenseknél kisebb szárazulat (Láng 1993). Életközösségein a faj-terület összefüggés, a nagyságthatás, távolsághatás viszonylag könnyen és egyértelműen bizonyítható. A szárazföldi szigetek meghatározása azonban nem ilyen egyszerű, mert az élőhelyszigetek különböző mértékben kapcsolatban lehetnek a környező, legtöbbször mezőgazdasági területekkel. Nehéz pontosan megválaszolni, milyen mérethatárig sziget egy sziget, mennyire okoz elszigeteltséget a környéke, melyik az a legkisebb távolság a szomszédos természetközeli élőhelytől, ami már akadályozza a fajok/populciók szabad áramlását. Az izolátumok kiválasztását egy tanulmány során, mindig a vizsgált objektum szempontjainak (mozgékonyosság, testméret, táplálkozás, territórium stb.) figyelembevételével - korábbi tapasztalatok, esetleg irodalmi utalások segítségével - végezzük, de az izoláltság mértékének tényleges kimutatása, csak vizsgálat közben dől el. Ritkán bizonyosodik be egy kiválasztott élőhelyszigetről a teljes izoláltság, inkább fokozati sor állítható fel az élőhelyek elszigeteltségében a vizsgált populációkra, közösségekre nézve. Az élőhelysziget mérete is befolyásolja az élőhely tulajdonságainak szerepét az ott élő növény vagy állatközösség szerkezetére. Az ilyen irányú tanulmányok tapasztalatai a természetvédelmi kezelésekben jól használhatók.

A sziget fogalom így relatív és elsősorban Janzen (1968) nyomán széles értelmet kap: szigetnek tekinthető a valóságos szigeten kívül minden viszonylagosan izolált terület, objektum, egy hegycsúcs, egy tó, magányos fa egy nyílt területen.

Sajátos élőhelyszigetek az Alföld jellegzetes képződményei: a kunhalmok, melyek többsége szántóföldi monokultúrákból emelkedik ki, de ilyenek pl. a (magashegységi) - fenyőerdők közé ékelődött - tisztások is. Mindkét élőhelytípus elszigeteltnek tűnik az Orthoptera rovarok számára, bár az élőhelyek mérete jelentősen különbözik. A tényleges eredményt a vizsgálatok adhatják meg.

## 1.7. A magyarországi kunhalmok rövid jellemzése

A kunhalmok többé-kevésbé izolált élőhelyeknek tekinthetők, melyek az Alföldnek elsősorban Tiszántúli részén többnyire szántóföldi monokultúrából kiemelkedő 5-15 m relatív magasságú kúp vagy félgömb alakú, nagyrészt mesterségesen létrehozott 1000-3000 éves képződmények, egykor lakó és temetkezési helyül szolgáló dombok (Tóth 1999). Funkciójuk szerint más-más elnevezéssel illették; így a temetkezésre használt dombokat kurgánoknak; a lakódombokat telleknek, a népvándorláskori temetkezési helyül szolgáló kisebb kiemelkedéseket pedig laponyagoknak nevezték. A kunhalom a múlt század óta ismert, tévesen használt, de tudományos körökben igen elterjedt elnevezése a kurgánoknak (Gyarmathy 1996). Ma már tájképi értékük, régészeti jelentőségük és részben megmaradt eredeti löszvegetációjuk botanikai és faunisztikai értékei miatt védeltséget élveznek. Magyarország legnagyobb halma a békésszentandrási Gödény halom (Békésszentandrás), területe 4000 m<sup>2</sup>, relatív magassága 15 m. Az Alföld egyik legfajgazdagabb löszpusztagyepét őrizte meg az ongai Kettős-halom, régészeti szempontból a türkevei Tere-halom bronzkori lelőhelye emelhető ki.

Védeltségük ellenére mai állapotukról keveset tudunk. Rohamos pusztulásukat jól jelzi, hogy míg Tóth Albert munkájában a Jász-Nagykun-Szolnok megye Tiszántúli részén jelzett kunhalmokból még 48 halom mutatott természetközeli, féltermészetes állapotot, vagy botanikai ritkaságot (Tóth 1984), terepmunkáink idején, 1996-98-ban, mindezeket végigjárva, a 48 kunhalomból már csak 15-ön találtunk vizsgálatra alkalmas élőhelyet. Nagyobb részüket beszántották, vagy az intenzív állattartás, elgyomosodás tette tönkre. További pusztulásuk megakadályozására sürgős intézkedések szükségesek. Első lépésként az Alföld Kutatási Alapítvány irányításával megalakult egy kunhalom monitorozási program, mely már egységes szempontok, kérdőívek segítségével az egész Alföldön igyekszik ezen élőhelyfoltok jelenlegi állapotát feltérképezni (Tóth 1999), de ez a program éveket vesz igénybe. Szükség lenne ezért helyi védelmi intézkedésekre, a természetvédelmi hatóságok nagyobb odafigyelésére, a helyi lakosság külön tájékoztatására, a kunhalmok és értékeik népszerűsítésére és nem utolsósorban nagyobb kutatottságra. Öröndetes kezdeményezés az erre fogékony gimnazista diákok bevonása



a természetvédelmi, regenerációs munkákba (Budai 1995), vagy a Hajdú-Bihar megyében zajló “egy iskola-egy kunhalom” akció.

Faunisztikai és ökológiai vizsgálatok ezideig csak néhány kunhalmon folytak, elsősorban a SZTE Ökológia Tanszékén, Gallé és munkatársai (1984, 1991) 9 kunhalmon, Krausz és munkatársai (2000) 24 kunhalmon végeztek szünzoológiai vizsgálatokat.

## 2. Célkitűzések

A bevezetésben megfogalmazott gondolatok jegyében arra kerestük a választ, hogy a kiválasztott élőhelyszigeteken és a faj-poolként szolgálható szomszédos gyepekben egyes háttérváltozók mennyiben befolyásolják az ott kialakult Orthoptera közösségek struktúráját.

A feltett kérdéseink a következők:

- (1) Mennyire változott az Orthoptera együttesek struktúrája a vizsgált kunhalmokon három év során. Kimutatható-e valamiféle állandóság a fajösszetételben, a dominancia- és konstanciaviszonyokban?
- (2) Eltér-e ezen struktúra ordinációs mintázata egy véletlenszerűen szerveződött, szimulált közösségtől?
- (3) Milyen élőhelyi tulajdonságok befolyásolják e struktúrák kialakulását elszigetelt élőhelyeken és nem elszigetelt, nagy kiterjedésű természetközeli gyepekben?
- (4) Mennyire követik az élőhelyszigetek növényzetének szukcesszióját az Orthoptera közösségek?
- (5) Milyen szerepe van az elemi kölcsönhatásoknak, elsősorban a kompetíciónak az Orthoptera közösségek szerveződésében?
- (6) Mennyire tekinthetők izolátumoknak a kunhalmok ill. az elszigetelt hegyi rétek az egyenesszárnnyú rovarok számára?
- (7) Hogyan befolyásolja az izolátumok Orthoptera közösségeinek szerkezetét az egyes populációk eltérő migrációs képessége?
- (8) Milyen populáció szintű különbségek figyelhetők meg az egyes izolátumok Orthoptera együtteseiben, milyen összefüggés figyelhető meg az élőhely tulajdonságok és az egyes fajok elterjedése között?

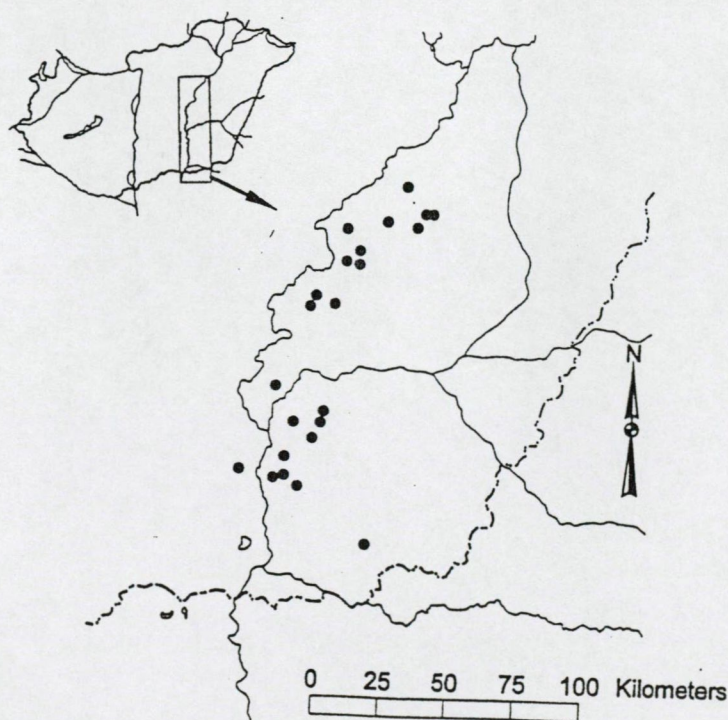
### 3. Orthoptera közösségek fajösszetétele és szerkezetváltozása kunhalmokon

Minden közösségi szinten vizsgálódó szünbiológiai tanulmány első lépése a vizsgált közösség fajösszetételének kvantitatív jellemzése, hiszen annak ismerete elengedhetetlen további szünfenobiológiai vagy ökológiai elemzések, következtetések megtételéhez. A hazai zoocönológiai kutatások fellendülésében kiemelkedő szerepe volt Balogh (1953) klasszikus könyvének, melynek számos meghatározása, fogalma ma is alkalmas egy közösség összetételének jellemzésére. A domináns és konstans fajok kiemelése egyes élőhelyek összehasonlításán túl alkalmas egy élőhelyen belül több évi trend követésére és ezáltal a közösségösszetétel változásainak vagy éppen állandóságának kimutatására. Különösen fontosak a faunisztikai-öko-faunisztikai adatok egy olyan eddig kevésbé kutatott, de - az 1.7 pontban részletesen tárgyalt - természetvédelmi szempontból is jelentős élőhelyek esetében, mint a kunhalmok. A kunhalmok Orthoptera közösségeinek fajösszetételét, a dominancia és konstancia viszonyok állandóságát ill. változását tárgyalja e fejezet.

Mielőtt a vizsgálatok tárgyalásába kezdenénk, térjünk ki a tanulmány tárgyát képező Orthoptera rovarokra, mint vizsgálati egységekre. Felmerülhet sokakban a kérdés, hogy ez a taxonómiaiilag többé-kevésbé egységes, ám táplálkozásban, életmódban, tojásrakásban eltérő csoport, mi alapján kerül együtt tárgyalásra egy szünbiológiai vizsgálatban. A kunhalmokon gyűjtött egyenesszárnyú rovarok közül 19 faj a Caelifera rendbe, 13 az Ensifera rendbe tartozik. Az utóbbi rend tagjai közül 1 tücsökfajt gyűjtöttünk (*Oecanthus pellucens*), melynek életmódja eltér hasonló társaitól, hiszen növényi részeken, főleg virágon él, mind táplálkozásában, mind életmódjában inkább a növényevő szöcskékre hasonlít. A 12 szöcskefaj nagy része is döntően növényevő, a ragadozó vagy vegyes táplálkozású fajok (*Tettigonia viridissima*, *Roeseliana roeseli*, *Gampsocleis glabra*) száma és denzitása elenyésző az egész közösségéhez képest. Ezek alapján, valamint hasonló indikációs képességük, füves élőhelyekhez való kötődésük, hasonló jellegű migrációs képességük alapján a vizsgált Orthoptera populációkat, mint döntően növényevő rovar koalíciót egy csoportként kezelhetjük.

### 3.1. Vizsgált területek

Vizsgálatainkat a Tisza mentén, nagyrészt a Tiszántúlon található 24 többé-kevésbé elszigetelt kunhalmon végeztük (3.1. ábra). A vizsgált halmok nagysága 800-4000 m<sup>2</sup>, relatív magasságuk 5-15 m (3.1. táblázat). Többségük szántófölddel körülvett, a legközelebbi, potenciálisan utánpótlást biztosító habitatok távolsága 40-2000 m. A 24 halom közül öt (Tinta halom-Fegyvernek; Madarasi határhalom-Kunmadaras; Pincés halom-Berekfürdő; Nagyfüves halom és Ecse halom-Nagyiván) közvetlenül természetközeli gyepből emelkedik ki. A kunhalmok vegetációjára különböző mértékű degradáltság jellemző. A szántóföldről felhúzódó gyomtársulások növényei (*Ballota nigra*, *Bromus tectorum*, *Capsella bursa-pastoris*, *Euphorbia cyparissias*, *Lepidium draba*, *Melandrium album* stb.) mellett nyomokban jelen van néhány löszlegelőre (*Cynodon dactylon*, *Festuca pseudovina*, *Poa angustifolia*, *Salvia austriaca*, *Salvia nemorosa*, *Trifolium repens*) vagy löszfelnövényzetre utaló faj is (*Agropyron cristatum*, *Festuca rupicola*, *Kochia prostrata*, *Galium verum*, *Thymus glabrescens*), ezek borítottsága halmonként változó. A kunhalmok növényzetének leginkább veszélyeztető tényezője a halmok szélén, vagy egyik oldalán gyakori akác, feketeefenyő, krisztustövis, ördögcérna térhódítása.



3.1. ábra A vizsgált kunhalmok térképe. (két közeli kunhalmot egy pontban ábrázoltam)

### 3.1. táblázat A vizsgált kunhalmok jellemzése, típusai

a vizsgált kunhalmok	faj-szám	Ensif.	Caelif	kunh. nagyság (ha)	legköz. gyeptáv (m)	kunh. környé-ke	izolált-ság ideje	fo-lyosó	vege-táció div(HS)	veget. degra-dálts.	veg. maga-sság	veg. borít. (%)	fűfél. borít. (%)
Fekete h.(Pitvaros)	6	2	4	0,185	300	vegyes	1872 u.	nincs	0,835	2	nagy fekvő	95	61
Nagycsászárné h. (Pusztaszer)	14	7	7	0,095	40	kuko-rica	1872 u.	nincs	0,579	3	nagy	90	72
Hős h.(Hódmezőhely)	14	5	9	0,084	1000	repce	1782 e.	nincs	0,786	3	nfekv	100	84
Móra I.h.(Mindszent)	12	3	9	0,085	200	búza	1782 e.	van	1,048	4	köze p	90	67
MóraII.h.(Mindszent)	10	3	7	0,181	200	búza	1782 e.	van	0,799	4	nagy	100	13
Nagy.h.(Mindszent)	11	3	8	0,181	200	napraf.	1782 e.	nincs	0,531	4	kicsi	70	64
Sáp h. (Szentés)	14	4	10	0,213	300	lucerna	1782 u.	nincs	1,066	5	nagy	95	69
Kántor h. (Szentés)	9	3	6	0,184	200	vegyes	1782 e.	van	0,557	5	nfekv	100	93
Koszorúsh. (Cserebökény)	9	3	6	0,203	600	vegyes	1782 e.	nincs	0,64	1	nagy	95	27
Gödény h. (Békésszandr.)	18	6	12	0,409	1000	cukor-répa	1782 e.	van	0,971	4	nagy	100	78
Alkác h. (Kunsztmárton)	8	3	5	0,097	500	szántó	1782 e.	nincs	0,818	4	nfekv	100	70
Nádas h.(Szelevény)	6	1	5	0,086	50	lucerna	1872 u.	nincs	0,333	2	nagy	85	90
Keresztes h. (Törökszml)	9	3	6	0,314	35	műút	1782 u.	nincs	1,029	3	kicsi	95	92
Baghy h.(Kengyel)	11	5	6	0,198	300	lucerna	1782 e.	nincs	0,832	5	kicsi	65	45
Baghy major h. (Kengyel)	8	3	5	0,303	50	gyomos	1782 e.	nincs	1,020	3	nagy	100	91
Kettős h.(Fegyvernek)	8	3	5	0,064	150	lucerna	1872 u.	nincs	0,843	4	nagy	87	67
Tinta h.(Fegyvernek)	8	3	5	0,083	0	legelő	ma sem	nincs	1,018	2	köze p	87	73
Bánh. (Kenderes-Bánh.)	9	3	6	0,355	300	vegyes	1872 u.	van	1,115	4	nfekv	100	83
Bors h.(Tiszagyenda)	6	3	3	0,128	2000	kukor.	1782 e.	nincs	0,397	2	nfekv	100	98
Tiszaörsi h.(Tiszaörs)	13	4	9	0,193	600	lucerna	1782 e.	van	0,854	2	köze p	70	87
Mad.határh. (Kunmadar.)	8	3	5	0,222	0	műút	1782 u.	nincs	0,839	3	nfekv	100	74
Pincés h.(Berekfűrdő)	12	4	8	0,243	0	legelő	ma sem	nincs	0,955	1	köze p	75	86
Nagy Fűves h. (Nagyiván)	6	2	4	0,162	0	legelő	ma sem	nincs	0,432	2	nfekv	100	87
Ecse h.(Nagyiván)	12	4	8	0,043	0	legelő	ma sem	nincs	0,674	2	nfekv	100	61

### 3.2. Módszerek

A mintavételezéseket 1996, 1997 és 1998 június, július, augusztus, szeptemberében végeztük. Az egyenesszárnyú rovarokat az első évben fűhálóval gyűjtöttük, a kunhalom méretével arányos kb. 400-500 csapásszámmal, a második és harmadik évben - a kigyűjtést elkerülendő - az állatokat a helyszínen határoztuk és visszaengedtük, csak a nehezen határozható fajokat gyűjtöttük be. Az Orthoptera együttesek összetételének változását a három év során, az egyes együttesek domináns és konstans fajainak változásával követtük nyomon. A nomenklatúrában Heller et al. (1998) leírását követtük.



### 3.3. Eredmények

A vizsgált kunhalmokon 32 Orthoptera-fajt találtunk, közülük 3 faj Magyarországon védett, 10 faj pedig állatföldrajzilag értékes (3.3.1. táblázat). Ez a fajszám a Magyarországi Orthoptera fauna kb. 27%-a, mely - tekintetbe véve a vizsgált élőhelyek kis méretét - figyelemre méltó. A vizsgálat során a Caelifera rend fajait és az Ensifera rendből elsősorban a szöcske fajokat tudtuk begyűjteni, a tücskök nagyobb részének gyűjtését a fűhálózás nem tette lehetővé. Az előforduló Orthoptera-fajok közül állatföldrajzilag azokat a fajokat kell legértékesebbnek tekinteni, amelyek a Kárpát-medencében érik el elterjedési területük északi, északnyugati zónáját (3.1. táblázat). Ezek túlnyomóan mediterrán, pontomediterrán areájúak. Együttesen a kunhalmokon detektált fajok 31,2%-t adják.

Az egyes halmokon a fajszám 6 és 18 között változott (átlag 9.7). Legnagyobb fajszámot a Gödény halmon (Békésszentandrás) találtunk (18 faj), mely egyben Magyarország legnagyobb halma (Gyarmarthy 1996), területét 240 méterre, relatív magasságát 15 m-re becsültük. Növényzete részben megmaradt, degradálódott löszvegetáció, *Agropyron pectinatum*. és *Bromus tectorum* fűfélék dominanciájával. A kunhalmokon leggyakoribb, és zavart élőhelyeken is megtalálható egyenesszárnyú fajok (mint a *Tesselana vittata*, *Oecanthus pellucens*, *Pezotettix giornae*, *Euchorthippus declivus*) mellett nagy dominanciában volt jelen a *Phaneroptera nana* mediterrán elterjedésű szöcske is, mely a halmon található vegetáció egy részének bokros (*Sambucus nigra*) jellegére utal. Legkisebb volt a fajszám (hat faj) a Bors-halmon (Tiszagyenda), melyet sűrű homogén *Agropyron repens* borított, körben szántó vette körül, közeli fajforrásul szolgálható rétet, legelőt, árokpartot 2 km-en belül nem találtunk, megközelíteni egy *Lycium*-mal szegélyezett földúton lehetett. Orthoptera együttesére a kis fajszám mellett alacsony egyedszám volt jellemző. Hasonlóan alacsony fajszámot tapasztaltunk a Nádas halmon (Szelevény) melyet az *Agropyron repens* dominanciája mellett a halom nyugati oldalán sűrű nád borítás jellemzett. Itt találtuk legnagyobb egyedszámmal a dús, magas növényzetű mesohigroterm élőhelyeket kedvelő *Conocephalus discolor* szöcskét. Mind botanikai mind Orthoptera fauna

szempontjából kiemelendően jó állapotú halom a Sáp halom (Szentés) és a hortobágyi Pincés halom (Berekfürdő).

3.3.1. táblázat A kunhalmokon gyűjtött fajok listája, gyakorisága (hány kunhalmon volt jelen), migrációs képessége (Nagy 1991 nyomán) migr.kép: 1=gyenge, 2=közepes, 3= jó migrációs képességű, v= M.o.-n védett, +-állatföldrajzilag értékes faj.

Fajlista	gyakoriság %-ban	migr. kép.	állatföld. értékes (+) és védett (v) fajok
Ensifera - Tojócsőves egyenesszárnnyúak			
Tettigoniodea-Szöcskék			
1. <i>Phaneroptera nana</i> (Fieber, 1853)	17	3	+
2. <i>Phanereroptera falcata</i> (Poda, 1761)	17	3	
3. <i>Leptophyes albobittata</i> (Kollar, 1833)	29	1	
4. <i>Conocephalus discolor</i> (Thunberg, 1815)	17	3	
5. <i>Ruspolia nitidula</i> (Scopoli, 1786)	17	3	+
6. <i>Tettigonia viridissima</i> (Linnaeus, 1758)	8	3	
7. <i>Platycleis grisea</i> (Fabricius, 1781)	21	3	
8. <i>Platycleis affinis</i> (Fieber, 1853)	46	3	++
9. <i>Tesselana vittata</i> (Charpentier, 1825)	87	2	
10. <i>Bicolorana bicolor</i> (Philippi, 1830)	12	2	
11. <i>Roeseliana roeseli</i> (Zeuner, 1941)	4	2	
12. <i>Gampsocleis glabra</i> (Hagenbach, 1822)	4	3	+,v
Gryllodea-Tücskök			
13. <i>Oecanthus pellucens</i> (Scopoli, 1763)	67	3	
Caelifera-Tojókampós egyenesszárnnyúak (sáskák)			
14. <i>Tetrix mutans</i> (Hagenbach, 1822)	4	1	
15. <i>Pezotettix giornae</i> (Rossi, 1794)	79	1	+
16. <i>Calliptamus barbarus</i> (Costa, 1836)	4	2	++,v
17. <i>Calliptamus italicus</i> (Linnaeus, 1758)	50	3	
18. <i>Oedipoda coerulescens</i> (Linnaeus, 1758)	4	3	
19. <i>Aiolopus thalassinus</i> (Fabricius, 1781)	4	3	
20. <i>Dociostaurus brevicollis</i> (Eversmann, 1848)	29	2	+
21. <i>Omocestus ventralis</i> (Zetterstedt, 1821)	42	2	
22. <i>Dirshius haemorrhoidalis</i> (Charpentier, 1825)	17	2	
23. <i>Dirshius petraeus</i> (Brisout, 1855)	12	3	+
24. <i>Stenobothrus crassipes</i> (Charpentier, 1825)	12	1	+
25. <i>Glyptobothrus brunneus</i> (Thunberg, 1815)	50	3	
26. <i>Glyptobothrus mollis</i> (Charpentier, 1825)	33	3	
27. <i>Glyptobothrus biguttulus</i> (Linnaeus, 1758)	29	3	
28. <i>Chorthippus dichrous</i> (Eversmann, 1859)	37	3	
29. <i>Chorthippus dorsatus</i> (Zetterstedt, 1821)	50	3	
30. <i>Chorthippus parallelus</i> (Zetterstedt, 1821)	29	1	
31. <i>Chorthippus albomarginatus</i> (De Geer, 1773)	58	3	
32. <i>Euchorthippus declivus</i> (Brisout, 1848)	87	2	

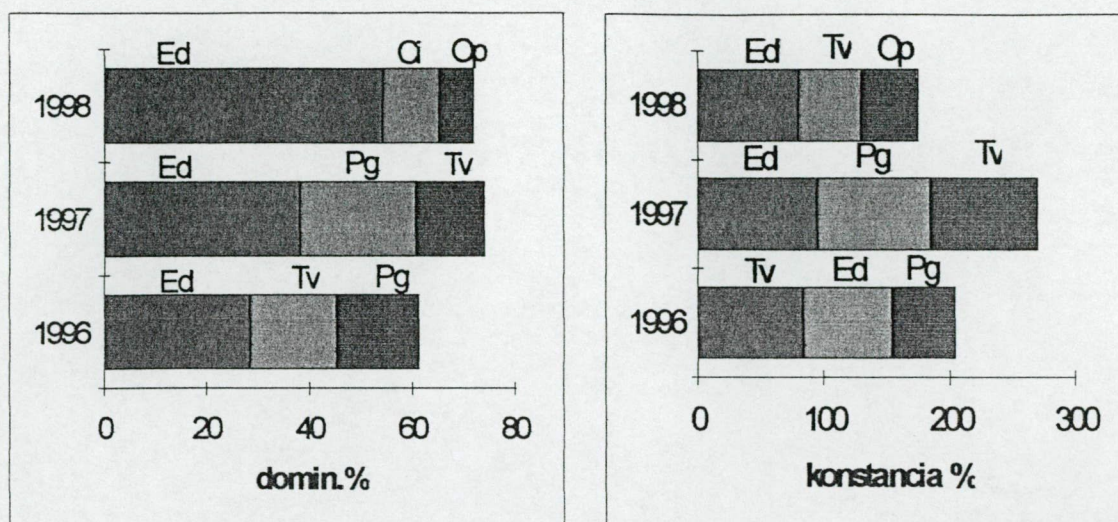
Az egyes kunhalmok fajösszetétele a három év során keveset változott, ami utalhat egy ott kialakult állandóbb közösségre. A domináns fajok összetételében nagy az átfedés (pl. a két legnagyobb fajszámú halmon 3.3.2. táblázat), bár a dominanciaviszonyok nagyon különbözően alakultak számértéküket tekintve. Mivel a dominancia számítás egyedszámokkal dolgozik, számítanunk kell a reprezentatív gyűjtések és gyűjtési módszerek hibájával is, ezért ezen eredményeket óvatosan kell kezelnünk.

3.3.2. táblázat Dominancia viszonyok változása 3 év során a Tömörkény 4-es és a Gödény halmon, jelölve a három leginkább dominánsabb fajt (D) a vizsgált Orthoptera közösségben.

	Tömörkény 4-es halom			Gödény halom		
	1996	1997	1998	1996	1997	1998
<i>Phaneroptera nana</i>	D			D		
<i>Tesselana vittata</i>	D	D		D	D	
<i>Oecanthus pellucens</i>		D				D
<i>Pezotettix giornae</i>				D	D	D
<i>Omoc. haemorrhoidalis</i>			D			
<i>Chorthippus dichrous</i>						D
<i>Glyptobothrus bigutt.</i>			D			
<i>Euchorthippus declivus</i>	D	D	D		D	

Ha a kunhalmok összegyedszámához viszonyítjuk a leggyakoribb fajok egyedszámát és ezeket hasonlítjuk össze a három év alatt, akkor egységesebb eredményt kapunk. Hasonlóan kevésbé változik az évek során a nagyobb konstanciájú fajok milyensége (3.3.1. ábra). A kunhalmok Orthoptera közösségeire jellemző öt-hét nagy dominanciájú -általánosan elterjedt - faj, melyek a kunhalmok felében jelen vannak (3.4.1. táblázat).





3.3.1. ábra Dominancia- és konstanciaviszonyok összehasonlítása a három év során az összes kunhalmon együtt. Ed: *Euchorthoppus declivus*, Tv: *Tessselana vittata*, Pg: *Pezotettix giornae*, Ci: *Calliptamus italicus*, Op: *Oecanthus pellucens*

## 4. Közösségszerkezet eltérése a véletlenszerűtől

A közösségi szünbiológiai kutatások legáltalánosabban megfogalmazott nullhipotézise (Juhász-Nagy 1986) szerint a populációk koegzisztenciális valószínűségei térben és időben invariánsak. A nullhipotézis elvetését, egy közösség szerkezetének eltérését a véletlenszerűtől bizonyítanunk kell. Legelterjedtebbek a Monte Carlo módszerek és permutációs tesztek alkalmazása (Manly 1991), de a statisztikai értékelés sokváltozós esetben hagyományos tesztekkel nem valószínűsíthető meg. Ezért ebben a munkában az eredeti abundancia-értékek randomizációjával állítottuk elő a nullmodellt. Azt a kérdést tettük fel, vajon a kunhalmok Orthoptera közösségeinek ordinációs mintázata (az ordinációs térben megvalósuló csoportosulások) szignifikánsan különbözik-e egy random módon generált közösség ordinációs mintázatától. A kérdés megválaszolásához Horváth András (SzTE, Ökológia Tanszék) randomizációs programját és tanácsait használtuk fel.

### 4.1. Módszer

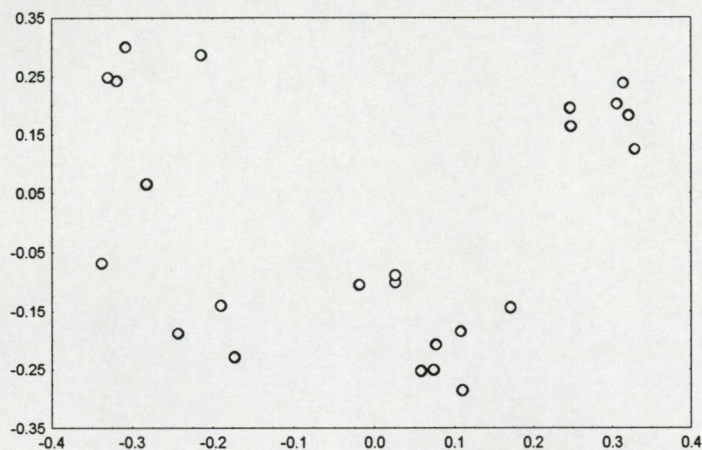
Az egyes közösségeket reprezentáló pontok ordinációs mintázatát Czekanowski index alkalmazásával PCoA térben vettük fel. A nullmodellt az eredeti adatmátrix értékeinek randomizálása jelentette oly módon, hogy a mátrix fajokat jelentő sorainak és a kunhalmokat jelentő oszlopainak marginális összegei változatlanok maradtak. Ezáltal biztosítottuk az egyes fajok összabundancia-állandóságát, valamint a kunhalmokon begyűjtött összegyedszámok konstanciáját. Ez a nullmodell tehát szigorúbb volt, mintha teljesen random módon generált közösségeket hoztunk volna létre. Ami randommá vált, az az egyes fajok kunhalmonkénti abundanciája, illetve a fajok kombinációi.

A nullmodelltől való eltérést az ordinációs térben létrejövő ponteloszlás aggregáltsága alapján ellenőriztük. A términtázat vizsgálata a legközelebbi szomszéd módszere alapján történt: mind a terepi, mind pedig a 99 random referencia adathalmazából számolt különbözőségi mátrixnak az egyes objektumokhoz (kunhalmokhoz) tartozó legkisebb értékeinek (a legkisebb távolságoknak) az átlagát számoltuk ki. Ez az átlag annál kisebb, minél aggregáltabb a pontok elhelyezkedése az ordinációs térben. Az így kapott legközelebbi szomszéd-távolság értékek (100 érték: 99 random + 1 terepi) összehasonlításával megállapítottuk a terepi érték eltérését a random értékektől, és annak szignifikanciaszintjét.



## 4.2. Eredmények

A kunhalmok Orthoptera közösségeinek ordinációs mintázatát, annak aggregáltságát összehasonlítva 99 random referenciára kapott PCoA mintázattal, látható a valós minta nagyobb aggregáltsága (4.2.1. ábra). A legközelebbi szomszéd-távolság értéke a terepi esetben 0.32, a random esetekben pedig 0.46 és 0.625 között változott. Mivel az összes random referenciára kapott érték meghaladta a terepi értéket, ezért  $p=0.01$  hibavalószínűségi szinten igazolást nyert, hogy a kunhalmok Orthoptera közösségeinek ordinációs térbeli szerveződése eltér a véletlenszerűtől. A random generált közösségek között kisebb a hasonlóság, mint az a valóságban észlelt, tehát a kunhalmok Orthoptera közösségei a véletlennél jobban hasonlítanak egymáshoz.



4.2.1. ábra A kunhalmok Orthoptera közösségeinek ordinációs mintázata

## **5. Háttérváltozók hatása izolátumok Orthoptera közösségeire**

### **5.1 Kunhalmok**

A háttérváltozók tanulmányozása, annak megfeleltetése az egyes rovarközösségekkel a közösségi-ökofaunisztika kedvelt vizsgálati területe. A legfontosabb ténylegesen ható exteriőr tényezők pontos ismerete, azok megváltozásának hatása hasznos információkkal szolgálhat egy adott közösség túlélési esélyeiről. Az Orthoptera rovarok esetében a vegetáció szerkezetét, minőségét, a mikroklimatikus hatásokat tartják a legfontosabb befolyásoló tényezőknek. E fejezetben az elszigetelt élőhelyek Orthoptera közösségeire ható élőhelytulajdonságok jelentőségét vizsgáljuk.

#### **5.1.1. Módszer**

A kunhalmokat, mint élőhelyeket az alábbi tulajdonságokkal jellemeztük:

- (1) a kunhalmok területe (m<sup>2</sup>);
- (2) egymástól mért távolsága (nominális skála 1-6-ig);
- (3) a környező területhez viszonyított magassága (m);
- (4) a vegetáció faji minősítésű populációk szerinti diverzitása (Shannon-Wiener index);
- (5) a vegetáció degradáltsága (ordinális skála 1-5-ig);
- (6) a vegetáció átlagos magassága (alacsony, közepes, nagy fűves, nagy-fekvő fűves);
- (7) a vegetáció borítási %-a
- (8) a fűfélék borítása %-a

A kunhalmok vegetációját Dr. Körmöczy László (SZTE Ökológia Tanszék) adatai alapján jellemeztük. Az Orthoptera közösségek struktúráját befolyásoló élőhelytulajdonságok jelentőségét főkoordináta analízis Czekanowski index segítségével vizsgáltuk (Podani 1988). A faktortérben elhelyezkedő objektumok koordinátái és a kunhalmok egy-egy tulajdonsága közötti összefüggést Spearman-féle rangkorrelációval teszteltük.

#### **5.1.2. Eredmények**

A szerveződésüket, struktúrájukat befolyásoló általunk vizsgált külső tényezők közül a kunhalmokon megfigyelt Orthoptera közösségek szoros korrelációt mutatnak az élőhely

vegetációjának struktúrájával, melyet degradáltságával, borítási százalékkal és átlagos növénymagasságával valamint a növényzet faji diverzitásával jellemeztünk. A kunhalmok egymás közötti távolságával csak gyenge, a PCoA ordinációstérben a második, kevésbé informatív (az összes információ 30 %-a) y-tengellyel mutat szignifikáns korrelációt, mely az egyenesszárnýú fajok elterjedésének regionális különbségeire utalhat (5.1.2.1. ábra).

5.1.2.1. táblázat. Spearmann-féle rangkorreláció-számítás a kunhalmok Orthoptera közösségeinek ordinációs mintázata az 1. és a 2. tengely mentén és a vizsgált élőhelytulajdonságok között.

	kunhalmok egymástól mért távolsága	a vegetáció diverzitása	a vegetáció degradáltsága	a vegetáció átlagos magassága	a vegetáció borítási %-a	a fűfélék borítási %-a	kunhalmok relatív magassága
1. tengely koordinátái	n.s.	(+) p=0.0019	(-) p=0.0059	(-) p=0.0003	(-) p=0.0016	n.s.	n.s.
2. tengely koordinátái	(+) p=0.036	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

## 5.2. Hegyi rétek (Svájc)

E fejezetben a Svájci Nemzeti Parkban (SNP) végzett esettanulmány példáján vizsgáljuk a kunhalmoknál nagyobb kiterjedésű és nagyobb méretkülönbségekkel rendelkező élőhelyszigeteken a háttérváltozók hatását az Orthoptera közösségek szerveződésére. A vizsgálat érdekességét az adja, hogy a tanulmányozott hegyi rétek ugyan nagyság, tengerszintfeletti magasság, kitettségű, mikroklima és vegetáció tekintetében egymástól eltérnek, mégis mindegyiküket, az Orthoptera rovarok számára kevésbé átjárható, fenyőerdő (*Pinus montana*, *Pinus silvestris*, *Picea abies*, *Pinus cembra*; főként *Erica carnea*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea* fajokból álló aljnövényzettel) veszi közre. Tehát az igen eltérő habitatok az elszigeteltség vonatkozásában analógok.

### 5.2.1. Vizsgált terület jellemzése

A Svájci Nemzeti Parkot 1914-ben alapították, területe 168,7 km<sup>2</sup>, az Alpok legnagyobb összefüggő védett területe, mentes mindenféle mezőgazdasági és erdészeti használattól. Magashegyi rétjein a XIX. század végéig hagyományos legeltetés folyt.

1914-ben hagytak fel a legeltetésükkel, jelenleg főleg gímszarvasok, a magasabban fekvőket zergék legelik. A rétek vegetációja a túllegelés miatt alacsony fűvű, uralkodó fajuk a *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis*, helyenként magasabb, sűrűbb növényfoltokat képez a *Carex sempevirens*. Vizsgálatainkat hat magashegyi réten végeztük. Az Orthoptera együttesek számára legfontosabb élőhelytulajdonságokat az 5.2.1.1. táblázatban összegeztük.

5.2.1.1. táblázat Svájci magashegyi rétek, mint élőhelyszigetek és vizsgált tulajdonságaik: nagys: nagyság (ha), mag: tengerszint feletti magasság (m), exp: kitettség (1-Dny, 2-Ény, 3-ÉK), táv: egymáshoz viszonyított távolság (ordinális skála), gytáv: legközelebbi tisztástól mért távolság légvonalban (km), n0-2: növényborítottság 0-2 cm-es gyepmagasságban (becslés %-ban), n2-5: növényborítottság 2-5 cm-es gyepmagasságban, stb., nm: átlagos növénymagasság (1-nagyon alacsony, 2-alacsony, 3-közepesen magas, 4-magas), folt: a vegetáció foltosságának mértéke egy élőhelyen belül (1-kevésbé, 2-közepesen, 3-erősen foltos)

Svájci rétek:	nagys	mag	exp	táv	gytáv	folt	n0-2	n2-5	n5-10	n-20	n-40	nm
Munt la Sch.	1,5	2283	1	1	0	3	65	65	40	10	0	2
Alp la Sch.	22,5	2091	2	1	0,9	2,25	90	90	75	75	25	4
Plant Praspöl	0,9	1640	2	2	2,4	2	90	50	50	40	3	2
La Drossa	0,84	1755	3	3	1	2	80	50	40	30	30	1
Grimmels	8	2055	3	3	1,5	3	85	85	20	10	0	1
Stabelchod	17,5	1958	1	4	2,4	3	86	78,5	42,6	38,2	8,5	3

## 5.2.2. Módszer

Vizsgálatainkat 1999 július és augusztusában végeztük az SNP-ben. Az Orthoptera rovarokat fűhálóval gyűjtöttük, az élőhely méretének megfelelő csapásszámmal (700-2000 csapás), és denzitásbecslést is végeztünk négyzetsávós módszerrel (Balogh 1953), mely módszer megegyezik Southwood (1978) vonalmenti transzektekből „felrebbentéssel” történő populációbecslésével. Az adatok értékelésénél - az 5.1. pontban leírtakhoz hasonlóan - az egyes élőhelyek Orthoptera együtteseit PCA ordináció segítségével hasonlítottuk össze. Az ordinációs térben elhelyezkedő objektumok koordinátái és a kunhalmok egy-egy tulajdonsága közötti összefüggést Spearman-féle rangkorrelációval teszteltük.

### 5.2.3. Eredmények

A vizsgált területek Orthoptera együtteseinek hasonlósága és az élőhelyek tulajdonságai közötti korrelációvizsgálatban, a mintavételi egységek kis száma miatt az összefüggést csak  $p < 0,05$  szignifikancia szint alatt fogadtuk el mind az 1., mind a 2. tengely koordinátáinál, mely koordináták együtt, kb. fele-fele arányban, az információtartalom 67 %-át lefedték. Ezek alapján összefüggést tudunk kimutatni az egyes élőhelyek Orthoptera közösségeinek hasonlósága és a növényzet borítási %-a között 20 cm-en, átlagos növénymagasságuk hasonlósága, tengerszintfeletti magasságuk valamint az élőhelyek nagysága alapján (5.2.2.1.táblázat). Tehát a svájci magashegyi rétek Orthoptera közösségeinek különbségeit az eltérő vegetáció struktúra, a különböző habitatoméret és a tengerszintfeletti magasság szerinti elterjedésbeli különbségek okozzák.

5.2.2.1. táblázat Korrelációvizsgálat az egyes élőhelyek Orthoptera közösségeinek ordinációs és a vizsgált háttérváltozók között svájci magashegyi réteken. A fejléc rövidítéseinek magyarázata megegyezik az 5.2.1.1. táblázatban szereplőkkel.

Korrel.	nagy.	mag	exp	táv	gytáv	falt	n0-2	n2-5	n5-10	n-20	n-40	nm
1.tengely koordinátái	0,85	-0,05	-0,4	0,06	0,37	-0,13	0,58	0,45	0,75	0,86	0,39	0,9
p <	0,05	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0,1	0,05	n.s.	0,02
2. tengely koordinátái	0,12	0,813	-0,57	-0,1	-0,6	0,74	-0,8	0,29	-0,2	-0,4	-0,2	0,11
p <	n.s.	0,05	n.s.	n.s.	n.s.	0,1	0,1	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

## 6. Elterő szukcessziós stádiumok Orthoptera közössége (SNP)

Az izolátumok rovarközösségeinek összetételében fontos tényező lehet az egyes rovarok izolátumokon belüli habitathoz való kötődése és a habitatok közötti mozgás mértéke (Gerber és Templeton 1996). Az egyenesszárnýú rovarok különböző szukcessziós stádiumban lévő foltokhoz való kötődésének tanulmányozására kiváló lehetőséget nyújtott az SNP egyik magashegyi rétjének (Alp Stabelchod, 2091 m tszf.) foltos növényzete és alapos kutatottsága (Ackermann 1998).

### 6.1. Vizsgált terület

Alp Stabelchod 1958 m-en fekvő, DNy-i kitettségű, 22,5 ha kiterjedésű rét, turistaösvénnyel, középen egy, még a legeltetés idején nyári szállásként használt kunyhóval. A nemzeti park megalakulásakor felhagytak a szarvasmarhák nyári tartásával és legeltetésével. Ekkor indult el egy másodlagos szukcessziós folyamat, melynek változásait 1914 óta még Braun-Blanquet által kijelölt állandó kvadrátokban 5-10 évenkénti ismétléssel folyamatosan nyomonkövetve. Részletes vegetációtérkép is készült róla (Ackermann 1998), melyen a területet, 20\*20m-es kvadrátokban tanulmányozva, hat szukcessziós stádiumot különítettek el. Rövid fűvű, a gímszarvasok által intenzíven legelt növényzet jellemzi a *Festuca*-fázisokat (korai és késői *Festuca*-fázis). Jellemző növényfajai a *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis*, *Briza media*, *Trifolium repens*, *Galium pumilum*, *Plantago media*. Magasabb, kb. 20 cm-es, sűrű, fajszegény vegetáció jellemzi a *Carex* fázisokat (korai, közepes, késői *Carex* fázis). Az itt található növényfajok többsége kémiai anyagaiknak vagy morfológiájuknak köszönhetően nem kedveltek a szarvasok számára. Uralkodó növénye a *Carex sempervirens*, jellemző még a *Senecio abrotanifolius*, *Cirsium acaule* fajok jelenléte. Foltokban megjelenik már zárótársulásként a *Pinus* fázis, *Pinus montana*, *Pinus cembra*, *Erica carnea*, *Vaccinium* fajokkal.

### 6.2. Módszer

A vegetációs térkép és a terepi megfigyelések alapján az Orthoptera közösségek vizsgálatára négy szukcessziós stádiumot választottunk ki 3-3 ismétléssel. A korai



Festuca fázisban, kis kiterjedése miatt, ismétlést elvégezni nem tudtunk, így a tanulmányozott foltok száma Stabelchodon összesen 10 volt. Mind a 10 foltban egységesen 400 csapásszámmal dolgoztunk, foltonként külön-külön denzitásbecslést végeztünk 1999 július és augusztusában. Kiszámoltuk az egyes foltok Orthoptera közösségeinek diverzitását a Shannon-Wiener index segítségével. A vegetációban 0-2,2-5,5-10,10-20,20-40 cm-es magasságban szintenként külön borítási %-t becsültünk, az egyes foltok átlagos növénymagasságot és a vegetáció foltosságát nominális skálán jellemeztük. A 10 folt Orthoptera közösségeinek hasonlóságát PCA ordináció segítségével jellemeztük. A háttérváltozók hatását Spearmann-féle rangkorrelációval teszteltük

### 6.3. Eredmények

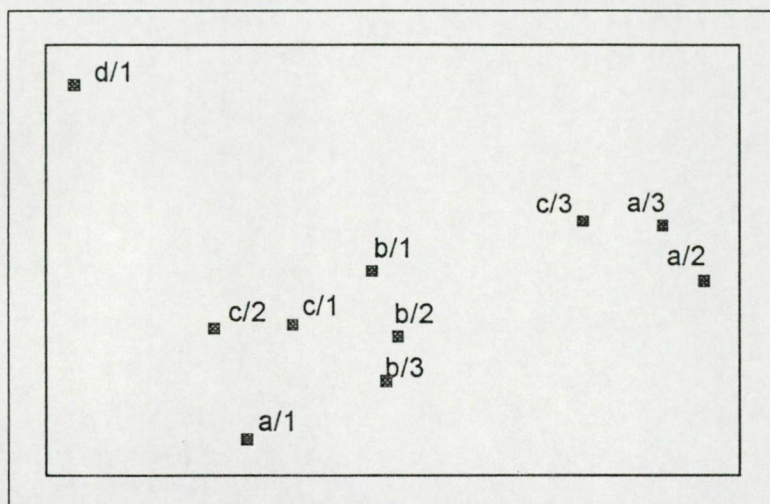
Az Orthoptera közösségek domináns fajai az *Omocestus viridulus*, *Chorthippus paralellus*, *Aeropus sibiricus*, *Podisma pedestris*, *Tetrix bipunctata* fajok voltak.

A négy különböző szukcessziós stádiumú foltok Orthoptera közösségeinek denzitását és diverzitását (Shannon-Wiener index) az 6.3.1. táblázatban összesítettük. A legkisebb denzitást a korai Festuca-fázisban tapasztaltuk, míg a legnagyobb a késői Carex-fázisban volt. Az Orthoptera közösségek denzitása a vegetáció szukcessziójának előrehaladtával nőtt. Kivéve a Pinus-os zárótársulást, melyet az előzetes tapasztalatok alapján, igen kis mértékű Orthoptera előfordulása miatt, a vizsgálatainkból kihagytunk. A diverzitás értéke a korai Carex-fázisban volt a legnagyobb és a késői Carex-fázisban a legkisebb, melynek magyarázatát az egyenletességi komponens értékeinek különbözősége mutatja.

6.3.1.táblázat Stabelchod négy szukcessziós stádiumában az Orthoptera rovarok fajszáma, denzitása, diverzitás (H(S)), egyenletessége.

Stabelchod 1999	késői Carex fázis	korai Carex fázis	késői Festuca fázis	korai Festuca fázis
fajszám	8	4	6	6
denzitás/10 m <sup>2</sup>	5,91	4,05	4,37	0,85
szórás (denzitás kvadrátonként)	3,44	2,41	2,09	0,87
n (kvadrátok)	18	18	18	9
diverzitás H(S)	0,472	0,868	0,525	0,721
egyenletesség	0,019	1,428	0,675	0,926

A PCA ordinációs térben az Orthoptera közösségek hasonlósága alapján is jól elkülönülnek a késői Carex fázis és a korai Festuca fázis foltjai (6.3.1. ábra). Nagyobb hasonlóságot mutat a késői Festuca és a korai Carex fázis Orthoptera közössége egymáshoz, mitegy átmenetet képezve a két szélsőség között. Kivéve az a/1-es, késői Carex-es fázist, mely mind kis fajszám mind alacsony denzitás tekintetében eltér a többi folttól. Ez azzal magyarázható, hogy e folt vegetációja már inkább átmenetet képez a Pinus-os fázisba az elszórtan álló fenyőkkel, állandóan árnyékban tartva ezt a területet. A c/3-as folt nagyobb hasonlósága a késői Carex fázis foltjaihoz pedig kis méretével magyarázható, a gyűjtés feltehetőleg a szomszédos Carexes zónába is belenyúlt.



6.3.1. ábra A különböző szukcesszióstádiumú foltok Orthoptera együtteseinek összehasonlítása PCA ordinációs térben. a/1, a/2, a/3-késői Carex fázis három foltja, b/1, b/2, b/3-korai Carex fázis három foltja, c/1, c/2, c/3-késői Festuca fázis három foltja, d/1-korai Festuca fázis egy foltja

Egy élőhely vegetációjának szekunder szukcessziós változásait jól követi tehát az Orthoptera közösségek változása, melynek magyarázatát a vegetáció szerkezetének megváltozásában kerestük. A vizsgált háttérváltozók és az egyes foltok Orthoptera közösségei között elvégzett rangkorreláció során csak a növényzet magasságának változásával találtunk enyhén szignifikáns ( $p=0,088$ ) összefüggést. Hasonló eredményt kaptunk az Orthoptera közösségek diverzitási értékeivel számolva, itt a növényzet magasságával és 10-20 cm közötti borítottságával kaptunk enyhén szignifikáns ( $p=0,078$ ) összefüggést. Tehát az eltérő szukcessziós foltok Orthoptera közösségeinek különbözőségét az egyes foltok növényzeti struktúrájának (vegetáció átlagos magassága, borítottsága) különbözősége okozhatja.

## **7. Háttérváltozók hatása nem izolált élőhelyek Orthoptera közösségeire**

Ez a fejezet összehasonlításként szolgál nem izolált és - az 5.1. pontban körvonalazódott - izolált élőhelyekre vonatkozó fontosabb háttérváltozók, elsősorban a vegetáció szerkezete és az élőhelyek egymáshoz viszonyított térbeli távolságának jelentősége szempontjából. Nem izolált, nagyobb kiterjedésű, természetközeli élőhelyeken a vegetáció és a térbeli távolság Orthoptera közösségekre gyakorolt hatását tanulmányoztuk az alábbiak szerint.

### **7.1 Vizsgált terület (Pusztaszeri Tájvédelmi Körzet)**

Vizsgálatainkat a Pusztaszeri Tájvédelmi Körzet (PTK) különböző jellegű, mozaikos élőhelyein végeztük egy állapotfelmérő munka keretében Nagy Barnabás (MTA NKI) vezetésével végeztük. A mintavételi helyek szikes, és löszpusztákat, réteket, tölgy és ártéri erdőket öleltek fel. A 11 mintavételi helyet, mozaikosságuk miatt további 65 élőhelyfoltra bontottuk az eltérő növényállományok alapján, melyeken külön gyűjtést végeztünk. Az adatok feldolgozásánál a 65 élőhelyfoltot 13 hasonló növényállományú csoportba soroltuk. Az így kapott egyes csoportokra jellemző volt, hogy bár igen hasonló vegetációjú foltok tartoztak oda, a Tájvédelmi Körzet különböző pontjain, térben egymástól távol helyezkedtek el.

### **7.2 Módszer**

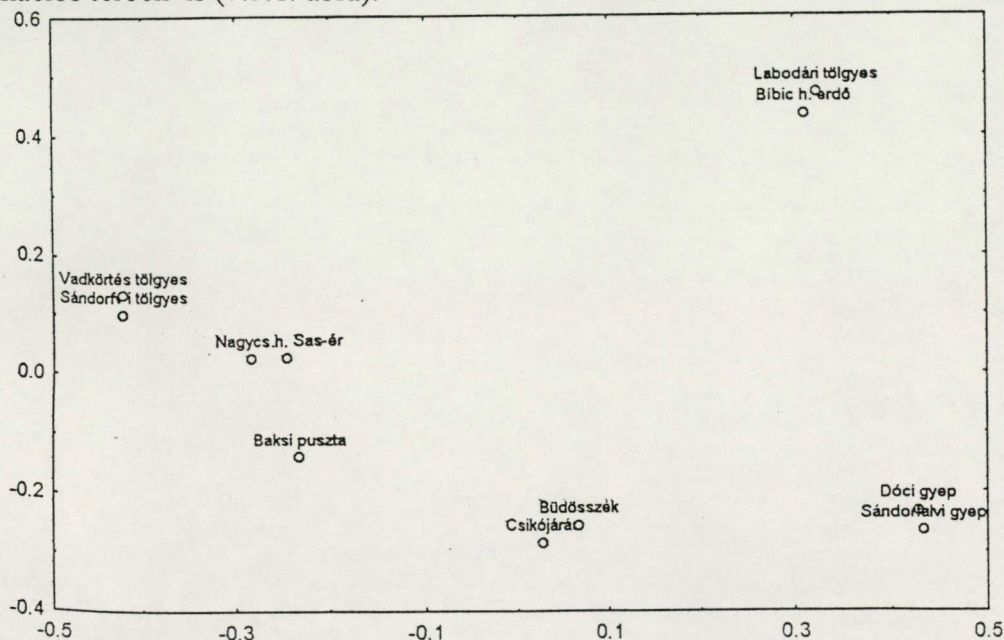
1995, 1996-ban kiterjedt rovarhálózást, egyelő gyűjtést végeztünk, néhány esetben felhasználtuk az SZTE Ökológia Tanszéke által üzemeltetett pohár és tálcsapdák Orthoptera anyagát is, bár ezek a korai (jun 13-ig) üzemeltetés miatt csak kevés faunisztikai adatot szolgáltatottak. Az abundancia megállapítására négyzetsávós (1x10m) módszert alkalmaztunk (Nagy 1949-50). Az eredmények értékelésénél az Orthoptera közösségek összehasonlítását területenként és az élőhelyfoltok szerinti elkülönülését a mintavételi adatokból PCoA faktortérben, Czekanowski-féle hasonlósági index segítségével jellemeztük. A 11 mintavételi hely ordinációs térben összehasonlított pontjainak koordinátái között Euklideszi távolságot számoltunk és vizsgáltuk a



korrelációt azok valós térbeli távolságával. Spearmann-féle rangkorrelációt végeztünk, ahol a 11x11-es szimmetrikus mátrix adatait páronként korreláltattuk és a szignifikanciaszint megállapításához - a minták függetlenségi kritériumának teljesítésére - a szabadsági fokok számát 10-nek vettük.

### 7.3 Eredmények

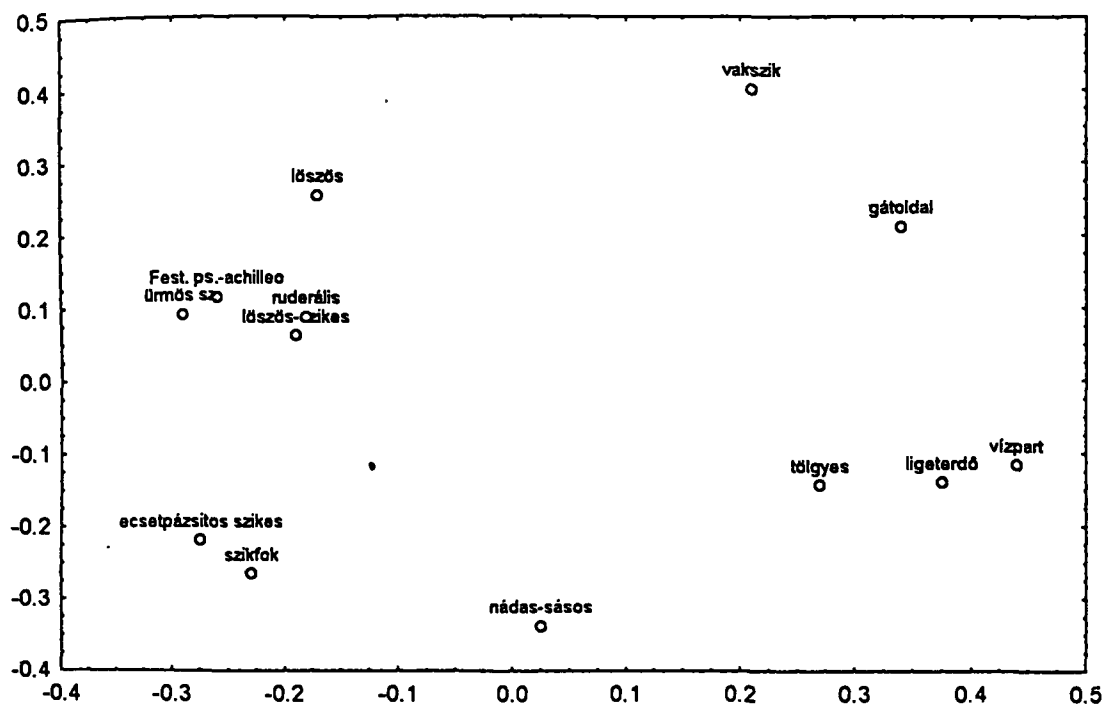
A vizsgált területek Orthoptera közösségei a főkoordinátaanalízissel elvégzett elemzésük alapján igen jól elkülönültek, és a területek növénytársulásával mutattak egyezést. Így a tölgyesek szegélye (Bíbic háti erdő, Vadkörtés tölgyes, Sándorfalvi tölgyes), a szikes gyepek (Dóci és Sándorfalvi gyepek), a löszgyep (Baksi puszta) és az átmenetet képező löszös-szikes élőhelyek (Büdösszék, Csikójárás) Orthoptera közösségei elkülönültek az ordinációs térben is (7.3.1. ábra).



7.3.1. ábra A vizsgált területek Orthoptera együtteseinek összehasonlítása a Pusztaszeri Tájvédelmi Körzetben PCoA ordinációs térben

A fenti megállapításokat egy-egy nagyobb kiterjedésű élőhely Orthoptera rovarok szerinti minősítése alapján tettük. Ha a 11 mintavételi helyet a gyűjtés során további 65 élőhelyfoltra bontottuk, és a 7.2.-ben leírt módon 13 hasonló növényzetű csoportban összevontuk, szintén megfigyelhető a hasonló vegetációjú csoportok egyenesszárnnyú közösségeinek nagyfokú hasonlósága (7.3.2. ábra). A nedves szikes (ecsetpázsitos sziki

rét, szikfok) és a löszfoltoktól elkülönülő csoportot alkotnak az un. száraz szikések, löszös szikések és ruderalis élőhelyek Orthoptera együttese.



7.3.2. ábra Orthoptera közösségek összehasonlítása a térben egymástól távol elhelyezkedő, de hasonló vegetációjú foltokban PCoA ordinációs térben

A 11 mintavételi hely valós távolsága és Orthoptera együtteseik hasonlósága között szignifikáns összefüggést kimutatni nem tudtunk. ( $r = -0.06$ ,  $p > 0.0.1$ ).

Bebizonyosodott tehát, hogy a vizsgált nagyobb kiterjedésű, nem izolált természetközeli élőhelyek Orthoptera együttese azok térbeli távolságától kevésbé függenek, az egyes növényzeti típusokhoz azonban szorosan kötődnek.

## 8. Elemi kölcsönhatások Orthoptera populációk között

Az elemi kölcsönhatások jelentőségét az Orthoptera rovaroknál, főként egy amerikai kutatóműhely (Belovsky és munkatársai) 10 éves vizsgálataira alapozva hangsúlyozza. Fő témájuk egyes sáskapopulációk között kimutatott interspecifikus kapcsolat, elsősorban az exploitív kompetíció, melyben a nagyobb testméret előnyét mutatták ki. A sáskapopulációk egyedszámának szabályozásában a táplálékkészlet minőségét, a predációt (legfőbb predátorok a madarak és gyíkok) és a fajok közötti kompetíciót tartották fontosnak. A kompetíció során a nagyobb testméretű populációk jutnak előnyhöz, de a predátorok számára is ők a kedveltebbek. Ezen ellentétes mechanizmusok a kis és nagy testméretű populációk egyedszámát egyaránt szabályozzák. E fejezetben a kunhalmokon is gyakori sáskapopulációk közötti elemi kölcsönhatások jelentőségét tanulmányoztuk. Ezirányú vizsgálataink eredményei, a kevés ismételés miatt statisztikai tesztelésre nem alkalmas, inkább csak tájékoztató jellegű.

### 8.1 Módszer

A sáskafajok között lehetséges interspecifikus kapcsolatot szabadterre kihelyezett 9 db 25x25x50 cm-es ketrecekben vizsgáltuk (Belovsky 1990). A ketrecekben három, a kunhalmokon is gyakoribb fajt magányosan és egy másik fajjal párosítva helyeztünk el úgy, hogy a kiindulási egyedszámuk megegyezzen. Az egyedszámok változását naponta ellenőriztük. Ha a vizsgált faj egyedszáma párban jobban lecsökkent, mint egyedül, akkor feltételeztünk a két faj között kapcsolatot. A vizsgálatokat a Bugaci puszta *Potentillo-Festucetum pseudovinae* legelőjén végeztük. A megfigyeléseket, a ketreceket áthelyezve, összesen háromszor ismételtük.

### 8.2. Eredmények

A lehetséges interspecifikus kapcsolatokat a következő három - növényevő- sáska fajpár között kerestük: *Euchorthippus declivus*-*Calliptamus italicus*; *Glyptobothrus brunneus*-*Euchorthippus declivus*; *Chorthippus albomarginatus*-*Euchorthippus declivus*. Az egyedszámok változását naponta rögzítettük (8.2.1., 8.2.2., 8.2.3. táblázat). Amennyiben az egyedszám három napig változatlan maradt, azt az állapotot tekintettük összehasonlítási alapnak. Másik sáskafaj hatására történő egyedszámcsökkenést egyik

párnál sem tapasztaltunk, bár a mintaszám alacsony volta miatt további ismétlő vizsgálatok szükségesek.

8.2.1. táblázat *Euchorthippus declivus* (E.decl.) egyedszámváltozása a ketrecben egyedül és a *Calliptamus italicus* (C.ital.) egyedek behelyezése után.

	1.ketrec	2.ketrec	3.ketrec	4.ketrec		5.ketrec		6.ketrec	
	E.decl.	E.decl.	E.decl.	E.decl.	+C.ital.	E.decl.	+C.ital.	E.decl.	+C.ital.
1.nap	10	10	10	7	3	5	5	7	3
2.nap	9	10	9	6	2	3	4	5	2
3.nap	8	9	7	3	1	2	4	5	2
4.nap	7	8	6	2	1	2	3	3	1
5.nap	7	7	6	2	1	2	1	3	1
6.nap	6	7	5	2	1	2	1	3	1
7.nap	6	7	5						
8.nap	6	7	5						
egyedsz csökkenés	4	3	5	5		3		4	

8.2.2. táblázat *Glyptobothrus brunneus* (Gbrunn) egyedszámváltozása a ketrecben egyedül és az *Euchorthippus declivus* egyedek behelyezése után.

	1.ketrec	2.ketrec	3.ketrec	4.ketrec	+	5.ketrec	+	6.ketrec	+
	Gbrunn	Gbrunn	Gbrunn	Gbrunn	E.decl.	Gbrunn	E.decl.	Gbrunn	E.decl.
1.nap	8	8	8	4	4	4	4	6	2
2.nap	8	7	8	4	4	3	3	5	2
3.nap	7	7	6	3	3	3	3	4	1
4.nap	7	5	5	3	2	2	2	4	1
5.nap	4	3	4	3	1	2	1	2	1
6.nap	3	3	4	3	1	2	1	2	1
7.nap	3	3	4					2	1
8.nap	3	3	4						
egyedsz csökkenés	5	5	4	1		2		4	

8.2.3. táblázat *Chorthippus albomarginatus* (Chalb) egyedszámváltozása a ketrecben egyedül és az *Euchorthippus declivus* egyedek behelyezése után.

	1.ketr.	2.ketr.	3.ketr.	4.ketr	+	5.ketr	+	6.ketr	+	7.ketr	+	8.ketr	+
	Chalb	Chalb	Chalb	Chalb	Edecl	Chalb	Edecl	Chalb	Edecl	Chalb	Edecl	Chalb	Edecl
1.nap	8	8	8	4	4	4	4	6	2	6	2	6	2
2.nap	4	8	7	4	3	3	4	6	2	3	0	1	2
3.nap	3	6	5	3	3	3	3	4	2	3	0	1	2
4.nap	2	2	2	1	3	3	3	3	2	3	0	1	2
5.nap	2	2	2	1	3			3	1				
6.nap	2	2	2	1	2			2	1				
7.nap								2	1				
8.nap								2	0				
e.csökk.	6	6	6	3		1		4		3		5	

## 9. Az elszigeteltség hatása izolátumok Orthoptera

### közösségeire

Az elszigeteltség hatása nem mindig kimutatható elszigetelt élőhelyen sem. Előfordulhat, hogy annak hatását elnyomja valamilyen más tényező, aminek erősebb szerepe van a vizsgált közösség formálásában. Ha a vizsgált élőhelyszigetek jelentősen eltérnek egymástól, ugyanolyan mértékű izoláltság mellett is különböző összetételű közösségek kialakulása várható. Ilyen erősen befolyásoló tényező lehet az Orthoptera közösségek esetében a növényösszetétel és szerkezet, esetleg az élőhely mozaikossága.

### 9.1 Módszer

A kunhalmok elszigeteltségét az alábbi mutatókkal jellemeztük:

- (1) legközelebbi gyep távolsága, amely kolonizációs forrásként feltételezhető (0-2000m);
- (2) a kunhalmot körülvevő monokultúra átjárhatósága az Orthopterák szempontjából (nominális skála: gyep, lucerna, gabonaféle, vegyes, kukorica, napraforgó, országút),
- (3) elszigetelődés ideje (1782 előtt, 1872 előtt, 1872 után, 1998-ban sincs elszigetelve);
- (4) a lehetséges összekötő folyosó megléte (sáv jellegű élőhely az izolátum és a kolonizációs forrás között, amelyen feltételezhető az Orthoptera rovarok terjedése: van vagy nincs)

A legközelebbi habitat (forrás) vegetációjának jellemzésére használt adatok:

- (1) degradáltsága (ordinális skála 1-5-ig);
- (2) átlagos magassága (alacsony, közepes, nagy füves, nagy-fekvő füves);
- (3) növényborítás (60-100 %)

Az Orthoptera együttesek struktúráját befolyásoló és az elszigeteltségére jellemző tulajdonságok jelentőségét főkoordináta analízissel, Czekanowski index segítségével vizsgáltuk az 5.1.2. pontban leírtak szerint. A kunhalmok és a hozzájuk közeli fajforrásként szolgálható habitatok Orthoptera együttesét is PCoA-val hasonlítottuk össze, majd az ordinációs térben Euklideszi távolságot számoltunk a kunhalom és a legközelebbi potenciális élőhely között és vizsgáltuk van-e korreláció a valós térbeli



távolsággal, az izoláltsági mutatókkal, a növény szerkezetbeli különbségekkel valamint a domborzati különbségekkel.

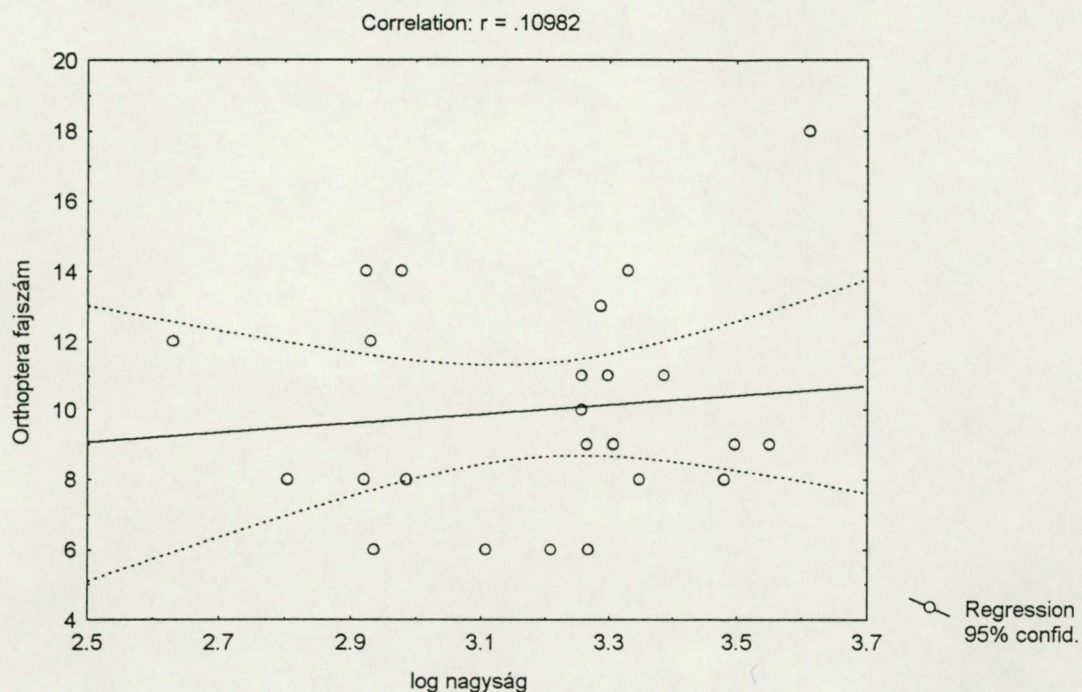
Az Orthoptera együttesek vizsgálatakor figyelembe vettük az egyes populációk eltérő migrációs képességét, melyeket Nagy (1991) munkája alapján a szárnyhosszúság és a helyváltoztatási képességük alapján 3 kategóriába osztottuk: 1. rövid szárnyú (szárnyatlan vagy szárnycsont) és korlátozottan mozgékony fajok; 2. közepesen rövid szárnyú és mozgékony fajok; 3. hosszú szárnyú és igen mozgékony fajok. A három migrációs kategóriába sorolt fajokat külön-külön és a rossz és közepes migrációs képességű csoportot együtt is vizsgáltuk van-e korreláció az élőhelytulajdonságokkal.

## **9.2 Eredmények**

### **9.2.1 Elszigeteltség hatása**

Az Orthoptera együttesek összetétele és a kunhalmok elszigeteltséget jellemző tulajdonságok között nem mutatható ki szignifikáns összefüggés, sem a legközelebbi gyepter távolsága, átjárhatóság, lehetséges folyosó megléte, izoláltság kora, sem az élőhelyek méretének hatása nem bizonyítható.

Nem tudtuk ugyancsak kimutatni a kunhalmok Orthoptera közösségeinél a szigetbiogeográfia szárazföldi szigetekre is alkalmazott törvényei közül a nagysághatást, mert a fajszám nem nőtt szignifikánsan az izolátumok méretével, sem annak logaritmusával (9.2.1.1. ábra).

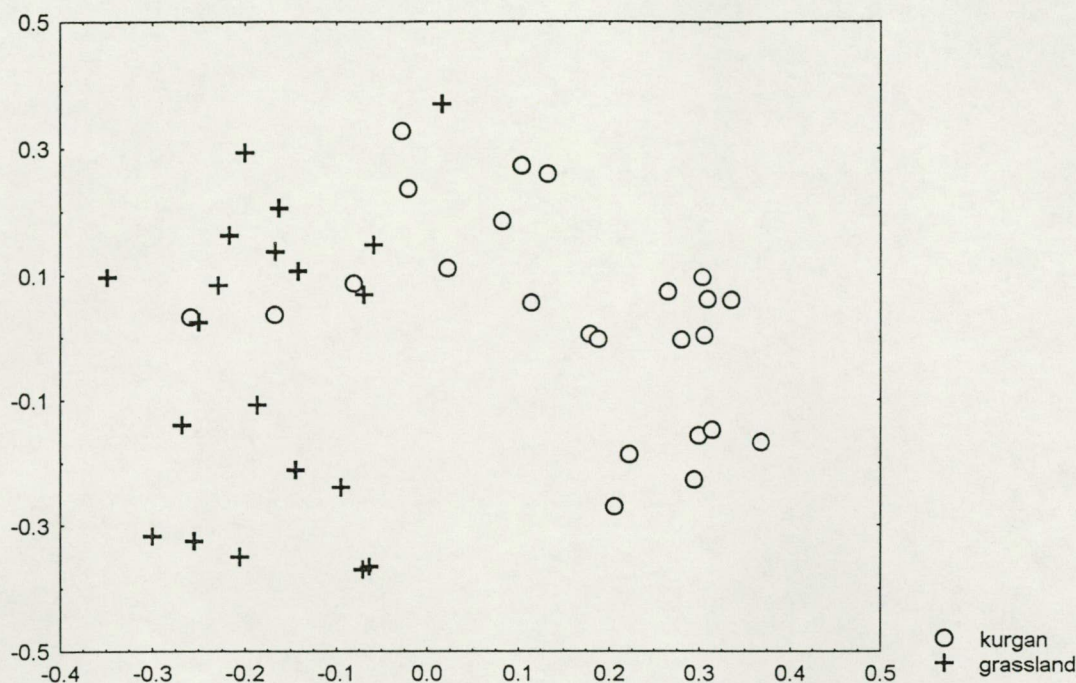


9.2.1.1. ábra Fajszám-területnagyság összefüggés kunhalmok Orthoptera együtteseinél

## 9.2.2. Legközelebbi gyepes élőhelyek hatása

A kunhalmok és a hozzájuk legközelebb eső természetközeli gyep Orthoptera együttesét összehasonlítva azt látjuk, hogy a halmok és a legközelebbi habitatok egyenesszárnyú közösségei PCoA ordinációstérben jól elkülönülnek (9.2.2.1.ábra). A kunhalmok Orthoptera közösségei jobban hasonlítanak egymásra, mint a hozzájuk legközelebb eső fajforrásként szolgálható élőhelyekére.





9.2.2.1. ábra Kunhalmok és hozzájuk legközelebb eső gyepek Orthoptera közösségeinek összehasonlítása PCoA térben, Czekanowski index segítségével. o - kunhalmok, + gyepek

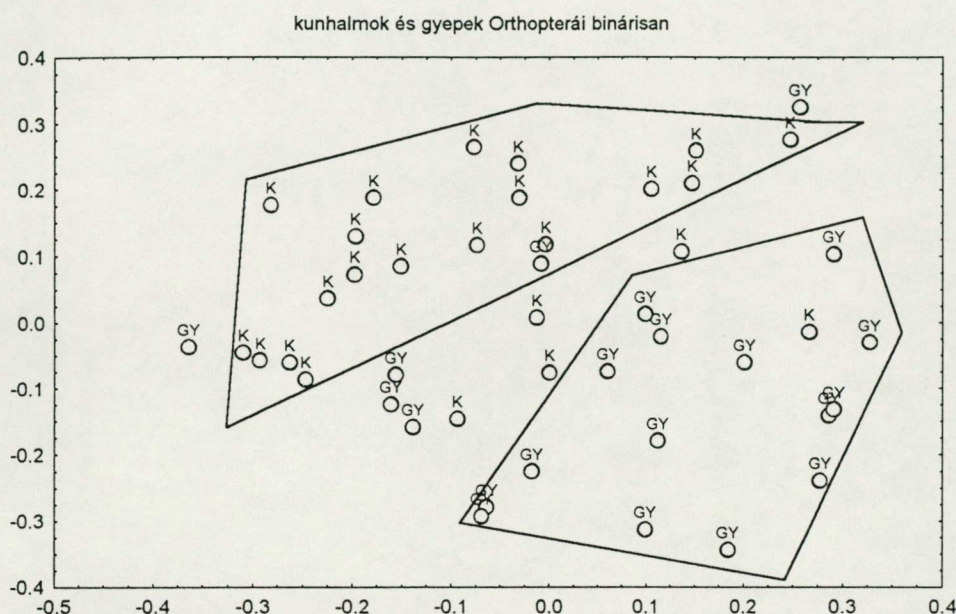
Ennek háttérmechanizmusait keresve az egyenesszárnú együttesek alapján ordinált kunhalmok és hozzájuk legközelebb fekvő habitatok között számított Euklideszi távolságot vizsgáltuk, van-e korreláció a valós térbeli távolsággal, az izoláltsági mutatókkal, a növény szerkezetbeli különbségekkel valamint a domborzati különbségekkel (9.2.2.1.táblázat). A vizsgált háttérváltozók közül csak a lehetséges folyosó befolyásoló hatását tudtuk kimutatni, sem a legközelebbi kolonizációs forrás távolsága, sem a környék átjárhatósága, sem az elszigetelődés ideje, sem a növény szerkezeti különbségek, sem a domborzati különbségek jelentőségét bizonyítani nem tudtuk.

9.2.2.1. táblázat Korrelációs számítás kunhalmok és legközelebbi gyepek Orthoptera együtteseinek hasonlóságai és az élőhelyek hasonlósága között

	gyep távolság	átjárhatóság	folyosó	izoláltság kora	veg.degrad. különbség	növmagasság különbség	növbtorítottság különbség	kunhalom magasság
Orth.bináris adat	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	(+) p=0.044	n.s.	n.s.	n.s.
Orth.mennyiségi adat	n.s.	n.s.	(+) p=0.05	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.



Ha az egyenesszárnyú rovarok tömegességi viszonyait nem vesszük figyelembe, csak bináris adatokat használunk (jelen volt vagy nem volt jelen) - növelve ezzel a ritka fajok jelentőségét -, csökken a 8.2.2.1. ábrán látható ordinációs mintázatbeli különbség a kunhalmok és lehetséges kolonizációs forrásaik Orthoptera közösségeiben. (9.2.2.2. ábra).



9.2.2.2. ábra A kunhalmok és hozzájuk legközelebb lévő természetközeli gyepek Orthoptera együttesének összehasonlítása bináris adatokkal PCoA érben, Czekanowski index segítségével. K - kumhalom, GY - gyepek.

A fent leírt korrelációs számítást a bináris adatokkal is elvégeztük, ebben az esetben a legközelebbi habitatok és kunhalmok vegetációjának degradáltságbeli hasonlósága és Orthoptera közösségeik hasonlósága szignifikáns összefüggést mutatott (9.2.2.1. táblázat).

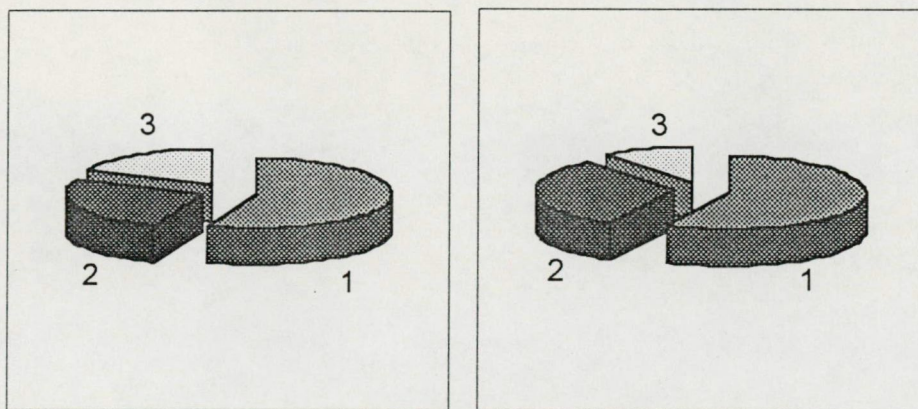
Míndezek alapján arra következtethetünk, hogy a kunhalmoknak önálló Orthoptera közösségei alakulhattak ki, melyekre kevésbé hatnak a közeli potenciális kolonizációs források, inkább a kunhalmok, mint élőhelyek minősége tűnik fontos befolyásoló tényezőnek.



### 9.2.3. Eltérő migrációs képesség jelentősége

A kunhalmokon gyűjtött Orthoptera fajokat migrációs képességük alapján (Nagy1991) csoportosítottuk (3.4.1. táblázat). A fajok közül 13 gyenge, öt közepes és nyolc jó migrációs képességű volt. Ez a megoszlás egy hasonló jellegű, de nem elszigetelt Dél-Alföldi löszgyep, (pl.: a Baksi pusztá-Hosszúhát a Pusztaszeri Tájvédelmi Körzetben) Orthoptera együtteséhez viszonyítva, eltérő képet mutat (Nagy et al. 1996). A kunhalmokon 3-8%-kal kisebb arányban voltak jelen a rossz és közepes mozgékonyaságú fajok, és 19%-kal nagyobb arányban a jól mozgó fajok.

A migrációs képességbeli különbségek statisztikai teszteléséhez a 20 elszigetelt kunhalom migrációs képesség szerinti megoszlását Mann-Whitney teszt segítségével külön-külön összehasonlítottuk 18 nagyobb kiterjedésű, hasonló jellegű, de nem izolált élőhelyek Orthoptera populációinak migrációs képességével (9.2.3.2. ábra). A gyenge és közepes migrációjú fajok száma esetében nem találtunk szignifikáns különbséget izolált és nem izolált élőhelyek között, a jó migrációs képességű fajok száma azonban szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) különbözött a két élőhelytípuson, az izolált élőhelyeken fajszámuk átlaga nagyobb volt. Mindkét típusnál a gyenge migrációs képességű fajok száma volt a legtöbb, a jó migrációs képességűeké a legkevesebb.



9.2.3.1. ábra. Orthoptera fajok migrációs képességének megoszlása izolált (bal oldali) és nem izolált (jobb oldali) élőhelyeken. 1- gyenge migrációs képességű fajok száma, 2- közepes migrációs képességű fajok száma, 3- jó migrációs képességű fajok száma

A fenti eredmény magyarázatára az egyes migrációs csoportok alapján külön-külön összehasonlítottuk a kunhalmokat PCoA faktortérben és megvizsgáltuk van-e korreláció a felvett élőhely és izoláltságot jellemző tulajdonságokkal. Mindhárom migrációs kategóriájú csoport a vegetáció szerkezetével és a kunhalom magasságával mutatott összefüggést ( 9.2.3.2. táblázat). A gyenge és közepes migrációs képességű Orthoptera populációk negatív, a jó migrációs képességűek pozitív korrelációt mutattak a növényzet degradáltságának, magasságának és borítottságának növekedésével, tehát a mozgékonyabb fajok jobban preferálják a magassabb, dúsabb növényzetű kunhalmokat, mint kevésbé mozgékony társaik. A gyenge migrációs képességű fajok elterjedésére a folyosó jelenlétének hatása is kimutatható.

9.2.3.2.táblázat Korrelációs számítás az eltérő migrációs képességű Orthoptera közösségek szerkezete és a kunhalmok élőhely, és izoláltságát jellemző tulajdonságai között.

migrációs képesség:	kunha- lom magasság	egym távol ság	veget. diverzi -tás	vegetáció degradált ság	növény magasság	növény borítottság	fűfélék borított- sága	halom magas- sága	gyep távol sága	átjár ható ság	izol kor	folyosó
gyenge	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	(-) p=0.025	(-) p=0.079	n.s.	(-) p=0.096	n.s.	n.s.	n.s.	(-) p=0.086
közepes	n.s.	n.s.	n.s.	(-) p=0.0035	(-) p=0.0004	(-) p=0.0018	n.s.	(+) p=0.098	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
nagy	n.s.	n.s.	n.s.	(+) p=0.059	(+) p=0.026	(+) p=0.098	n.s.	(+) p=0.098	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

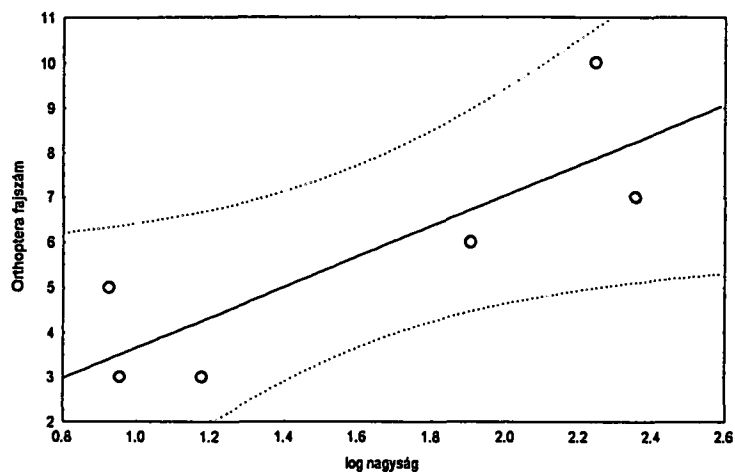
Összességében tehát kimutatható, hogy a kunhalmokon a nagy migrációs képességű fajok nagyobb arányban vannak jelen egy nem izolált élőhelyhez képest, a gyenge és közepes migrációs képességű fajok nem. A háttérváltozókat vizsgálva megállapítható, hogy mindhárom migrációs csoportra az élőhely növényzete, relatív magassága hatott, elszigeteltsége nem. Egyedül a gyenge migrációs képességű csoportnál mutatható ki a lehetséges folyosó hatása.

#### 9.2.4. Magashegyi rétek elszigeteltségének hatása (SNP)

A nagyobb kiterjedésű, de fenyesekkel körülvett rétek Orthoptera együtteseinek - 5.2. fejezetben leírt vizsgálatánál - nem találtunk összefüggést a vizsgált területek egymástól mért és a legközelebbi rét távolságával, mely kolonizációs forrásul szolgálhat az

izolátumok számára (5.2.3.1. táblázat), valószínűsítve azt a feltételezést, hogy a fenyőerdő a fajok többségének nem átjárható.

Ezen élőhelyeken a fajszám (S) és az élőhelyek nagysága (T) között a  $\log S = \log a + b \cdot \log T$  összefüggés kimutatható volt ( $r=0,814$   $p<0,05$ ), ahol b a lineárisan transzformált egyenlet iránytangense, értéke:  $b=0.43$ . (8.2.4.1. ábra)



9.2.4.1. ábra Fajszám-terület nagyság összefüggés svájci magashegyi rétek Orthoptera együtteseinél

## **10. Populációsztű különbségek az izolátumok Orthoptera együtteseiben**

A fentebb leírt fejezetek eredményei az Orthoptera közösségek egészére vonatkozó megállapításokat tesznek lehetővé. A közösségeket alkotó populációk gyakorisági arányainak feltárására és annak magyarázatára e fejezetben keressük a választ.

### **10.1. Módszer**

Az Orthoptera populációk gyakorisági arányainak megállapításához a core-satellite modellt teszteltük (Hanski 1982). Kerestük a kapcsolatot a helyi gyakoriság és az elfoglalt élőhelyek száma, valamint a fajsám és az elfoglalt élőhelyek száma között. A gyakorisági megoszlásokat okozó háttérváltozók feltárásához megvizsgáltuk a felvett élőhelytulajdonságok szerepét az izolátumokon található egyes Orthoptera fajok előfordulására, valamint a fajok specialista- generalista jellegét az élőhelytulajdonságok összességére nézve. Az egyes Orthoptera fajok gyakorisága és az egyes háttérváltozók közötti kapcsolatot Spearmann-féle rangkorrelációval teszteltük.

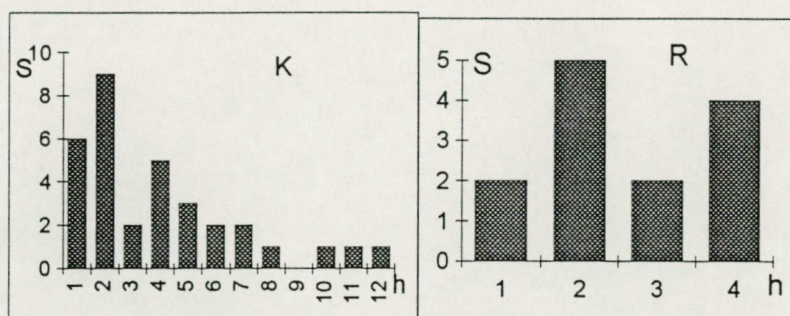
Az Orthoptera fajok specialista-generalista jellegét a vizsgált élőhelytulajdonságok összességére nézve McNelly és Doolen (1986) módszerén alapuló technikával végeztük (Gallé 1994, Krausz and Pápai 1999, Alvarado and Gallé 2000). Az élőhelyeket tulajdonságaik összessége alapján ordináltuk PCA faktortérben, majd az így kapott pontokra vetítettük rá az egyes Orthoptera fajokat előfordulásuk szerint. A faktortérben nagyobb térfogatot elfoglaló fajok populációi a vizsgált élőhelytulajdonságok változására nézve kevésbé érzékenyek (generalistábbak), míg a kisebb térfogatot elfoglalók jobban érzékenyek (specialistábbak). E tulajdonságot az adott faj által a faktortérben elfoglalt pontok többdimenziós, súlyozott szórás-átlagából számolt, ú.n. szélességgel jellemeztük. Az egyes fajoknak az adott tulajdonságokkal jellemzett élőhelyeken való előfordulásának extremitását az ú.n. pozíció értékeivel adtuk meg, mely a faj által elfoglalt pontok centrumának az origótól számolt többdimenziós euklideszi távolsága.



## 10. 2 Eredmények

### 10.2.1 Gyakorisági megoszlások

Az Orthoptera rovarok által elfoglalt élőhelyek száma és a fajszaám közötti kapcsolat vizsgálatakor bimodalitást kimutatni nem tudtunk sem a kunhalmok, sem az elszigetelt magashegyi rétek esetében (10.2.1.1. ábra)



10.2.1.1. ábra Orthoptera fajok számának hisztogramja az elfoglalt élőhelyek száma alapján kunhalmokon (K) és hegyi réteken (R). A kunhalmokon az élőhelyek számát páronként összevontuk. S=fajszaám, h= elfoglalt élőhelyek száma

### 10.2.2. Az egyes háttérváltozók hatása

Az egyes háttérváltozók és a kunhalmokon előforduló 10 gyakoribb Orthoptera faj között vizsgált összefüggéseket a 10.2.2.1. táblázatban összesítettük. A *Tessellana vittata* a korrelációs vizsgálatok szerint kedveli a magasabb vegetációjú, de kisebb mértékben degradált kunhalmokat, bár ismert degradáltabb élőhelyekhez, gyomtársulásokhoz, parlagokhoz való kötődéséről is. Hasonlóan az előző fajhoz, a *Calliptamus italicus* gyakorisága is csökken a nagyobb mértékben degradált kunhalmokon, kedveli viszont az alacsonyabb, ritkásabb növényzetet, mely elsősorban geofil életmódjával magyarázható (Rácz 1993). A *Chorthippus albomarginatus*, *Glyptobothrus mollis* *Euchorthippus declivus* fajok az alacsonyabb, míg a *Chorthippus dorsatus* a magasabb növényzetű kunhalmokat preferálják. A legközelebbi kolonizációs forrás távolságának negatív hatása mutatható ki egy közepes migrációs képességű faj, az *Omocestus ventralis* elterjedésében, a kunhalmokat körülvevő monokultúrák átjárhatósága pedig a parlagokon gyakori *Glyptobothrus brunneus* faj előfordulását segíti elő.

10.2.2.1. táblázat A kunhalmokon gyakoribb Orthoptera fajok és háttérváltozók közötti korrelációs számítás Spearmann-féle rangkorrelációval. A rövidítések magyarázata az 5.1.1. ill. a 9.1. pontban megtalálható.

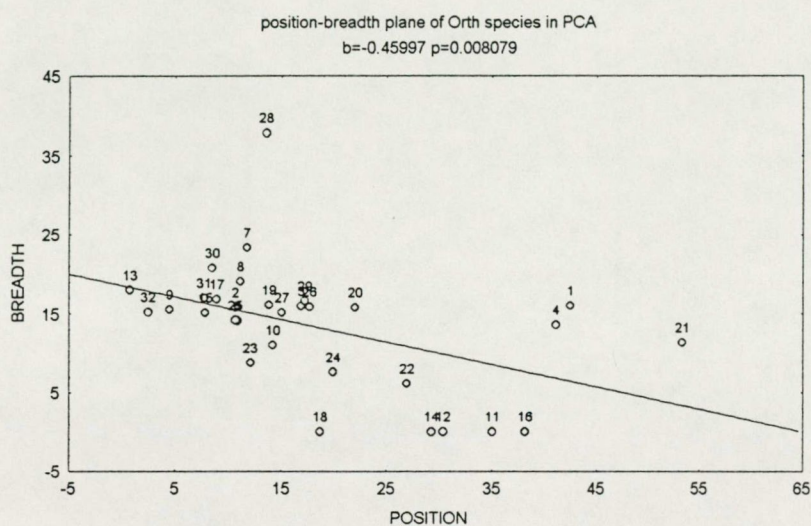
	logarit. nagy- ság	kunh nagy- ság	egy mást távo- lság	veget. diver- zitás	veget. degra- dált- sága	növény magas- ság	növ. bori- tottság	fű bori- tott- ság	kun mag- as- ság	közel gyep távols- ág	átjárh ató- ság	izo- lált- ság kora	fo- lyo- só
<i>Tesselana vittata</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	(-) p=0.756	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Oecanthus pellucens</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	(-) p=0.081	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Pezotettix giornae</i>	n.s.	n.s.	n.s.	(+) p=0.046	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Calliptamus italicus</i>	n.s.	n.s.	(+) p=0.037	n.s.	(-) p=0.029	(-) p=0.027	(-) p=0.091	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	(-) p=0.003	n.s.
<i>Omocestus ventralis</i>	n.s.	n.s.	(-) p=0.03	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	(+) p=0.056	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Glyptobothrus brunneus</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	(-)p=0.048	n.s.	n.s.
<i>Glyptobothrus mollis</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	(-)p=0.081	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Chorthippus dorsatus</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	(+)p=0.038	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	(+) p=0.01
<i>Chorthippus albomarginatus</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	(-) p=0.084	(-) p=0.107	(+)p=0.092	n.s.	n.s.	n.s.	(-)p=0.084	n.s.
<i>Euchorthippus declivus</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	(-)p=0.008	n.s.	(-)p=0.0001	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	(-)p=0.0001	n.s.

### 10.2.3. Specialista-generalista jelleg

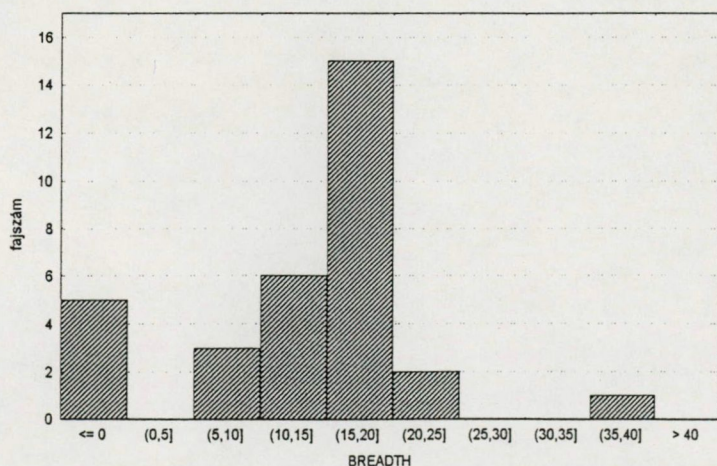
A specialista-generalista jelleg tanulmányozását a 9.1.-ben leírt módszer alapján a pozíció és szélesség adatokkal végeztük el. A kunhalmokon a pozíció és szélesség között szignifikáns negatív összefüggést tudunk kimutatni ( $p = 0,008$ , 10.2.3.1. ábra). Vagyis minél specialistább egy Orthoptera faj a vizsgált tulajdonságokra nézve, annál nagyobb az általa elfoglalt élőhely extremitása. A szélesség-fajsza szám hisztogram enyhén bimodális (10.2.3.2. ábra). A nagyobb szélességű (többféle, eltérő kunhalmokon egyaránt jelen lévő), generalistább fajok száma a legnagyobb. A kunhalmok összes vizsgált élőhelyet és elszigeteltséget jellemző tulajdonságaira nézve legkevésbé érzékeny (generalista) fajok voltak az *Oecanthus pellucens*, *Euchorthippus declivus*, *Tesselana vittata*, leginkább érzékenyek (specialisták) a *Calliptamus barbarus*, *Roeseliana roeseli*, *Gampsocleis glabra* fajok voltak, melyek csak egy-egy kunhalmon voltak jelen. A



generalista fajok pozíciója és szélesség értékei nagyon hasonlóak, a 10.2.3.1. ábrán egy kompaktabb csoportot alkotnak, míg a specialista fajok pozíció és szélesség értékei - az eltérő élőhelyigények miatt - jobban szóródnak. A *Phaneroptera nana* (1), *Conocephalus discolor* (4) fajok nagyobb pozíció-értékei jól tükrözik a speciális bokros ill. nagyobb nedvességigényt kedvelő életmódot, mely csak kevés kunhalmra volt jellemző. Kiemelendő még, a legnagyobb pozíciójú *Omocestus ventralis* (21) faj, mely élőhelyválasztás tekintetében specialistának bizonyult a kunhalmokon és a legnagyobb szélességgel rendelkező *Chorthippus dichrous* faj, mely a legeltérőbb kunhalmokon egyaránt jelen volt.



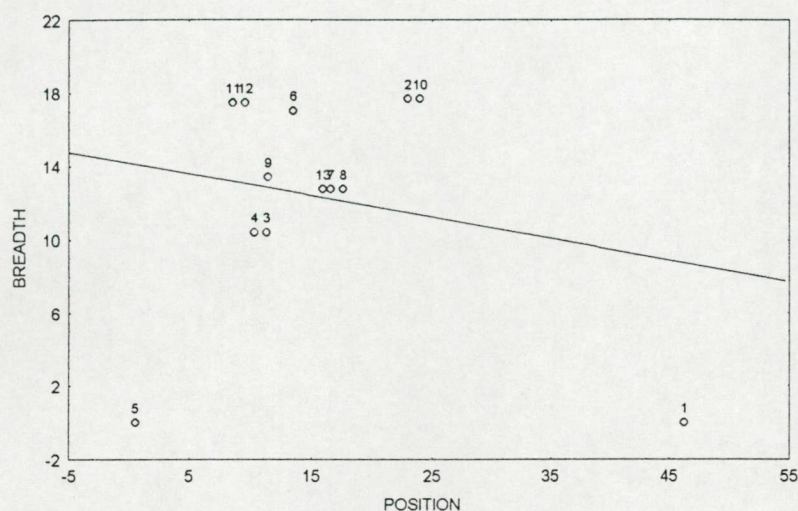
10.2.3.1. ábra Kunhalmok Orthoptera populációinak megoszlása a pozíció és szélesség alapján. A számok a 3. 1. táblázatban feltüntetett fajokat jelentik.



10.2.3.2. ábra A szélesség-fajszám hisztogramja kunhalmokon felvett adatok alapján



A magashegyi rétek Orthoptera populációit vizsgálva, a pozíció és szélesség között nem mutatható ki szignifikáns összefüggés (9.2.3.3. ábra). A fajok többsége kis pozícióval és nagy szélesség értékekkel jellemezhetők, vagyis többségük a vizsgált magashegyi rétek mindegyikén előfordult. A leginkább generalistáknak a Magyarországon is gyakori *Chorthippus paralellus*, és a csak 1000 m felett előforduló *Omocestus viridulus* fajok mutatkoztak.



10.2.3.3. ábra Svájci magashegyi rétek Orthoptera populációinak megoszlása a pozíció és szélesség alapján. A számok a következő fajokat jelentik: 1. *Pholidoptera aptera*, 2. *Pholidoptera fallax*, 3. *Tetrix bipunctata*, 4. *Podisma pedestris*, 5. *Oedipoda germanica*, 6. *Aeropus sibiricus*, 7. *Gomphocerippus rufus*, 8. *Omocestus haemhorroidalis*, 9. *Omocestus viridulus*, 10. *Stenobothrus lineatus*, 11. *Chorthippus paralellus*, 12. *Chorthippus montanus*, 13. *Glyptobothrus brunneus*.

## 11. Diszkusszió

Jelen dolgozat az Orthoptera közösségek összetételére, szerkezetére, szerveződésére ható háttérváltozók és mechanizmusok jelentőségét kívánja bemutatni viszonylagosan elszigetelt élőhelyeken és hozzá közeli szomszédos gyepekben.

E problémakör tanulmányozására terepvizsgálatainkat kétféle típusú élőhelyszigeten, 24 kunhalmon és 6 magashegyi réten, valamint 21 kunhalomhoz közeli nem elszigetelt gyepekben végeztük és összehasonlításként a Pusztaszeri Tájvédelmi Körzet 11 mintavételi helyén Nagy Barnabás vezetésével végzett állapotfelmérésből származó adatokat használtuk fel. A vizsgált magashegyi réteken a Svájci Nemzeti Parkban korábban az Orthoptera rovarokról több elsősorban faunisztikai és állatföldrajzi tanulmány született (Hoffmaenner 1951, Nadig 1962, 1971) kiegészítve az egyes élőhelyek jellemző Orthoptera fajösszetételével (Nadig 1986, Nadig et al. 1999). A Svájcban leírt kb. 120 Orthoptera fajból (Nadig and Thorens 1991, Thorens and Nadig 1997) a nemzeti park területén 32 faj található. Ehhez képest az általunk gyűjtött 13 fajszám megfelelőnek mondható, bár messze túl marad egy alacsonyabban fekvő, Magyarországi nem xerofil hegyi réten található 47 Orthoptera fajhoz képest (Nagy 1997). Ez elsősorban a magashegységi klímából, síkvidéki fajok hiányából adódhat, másrészt a vizsgált réteken a túllegelés miatti alacsony növény szerkezetből, melyben a nagyobb testű, bozótosabb élőhelyet kedvelő Orthoptera rovarok (elsősorban a szöcskék) nem tudnak megtelepedni.

A gyűjtést fűhálóval kiegészítésként egyelő módszerrel végeztük. Az Orthoptera rovaroknak a növényzetről történő gyűjtésére a fűháló a legelterjedtebben használt eszköz. Az egyszerűség, gyorsaság, magas ismétlés szám, alacsony költségek mellett az is előnye, hogy a szórványos elterjedésű fajokat arányosan gyűjti (Southwood 1984). Hibájának mondható, hogy a növényzet jellegével változó fogási sikerességen kívül, a röpképtelen, vagy rosszul repülő állatokat nagyobb valószínűséggel fogja meg, míg a jó repülőket és a talajlakó tücsköket még kevésbé. E hiba azonban állandó, így az adatok összehasonlíthatóak. Az egyedsűrűség megállapítására a négyzetsávós módszert használtuk, mely jól alkalmazható mind a gyepszinten, mind a talajszinten tartózkodó Orthopterák denzitásának megállapítására (Nagy 1949-50, Balogh 1953, Southwood 1984)

Az egyes kunhalmokon az Orthoptera fajok dominanciája és a domináns faj egyedszáma időben nagy ingadozásokat mutatott, alátámasztva ezzel a növényevő rovarokra jellemző kevésbé szabályszerű, kevésbé előrejelezhető (Jermy 1987, Papp 1993), inkább a külső tényezők szabályozása alatt álló, az egyensúlyi egyedszám körül egy bizonytalan denzitási tartománnyal rendelkező (Dempster 1983, Strong 1984 stb.) ún. nem egyensúlyi közösségek viselkedését (Hubbel and Foster 1986). Nagyobb térléptékben, a kunhalmok egészét vizsgálva mind az Orthoptera fajok összetételében, mind fajszámában kiegyenlítettebb képet kaptunk. Hasonló változások mutathatók ki az időskála növelésével pl a bugaci homokpusztai gyepek kabócáin (Györffy, idézi: Gallé 1998). A kunhalmok Orthoptera fajösszetételének viszonylagos állandósága utalhat egy ott kialakult állandóbb közösségre. Az általunk vizsgáltakhoz hasonló fajösszetételt mutattak ki 9 - részben megegyező - kunhalmon 1990-ben tálcáspadás mintavétellel Gallé és munkatársai is (Gallé et al. 1990).

A véletlentől eltérő közösségstruktúra tesztelése több izolátumokkal foglalkozó tanulmányban megjelenik, amelyek a fajszám-terület összefüggés random mintázatát (Hart and Horvitz 1991, Coleman 1981, 1982, Báldi and Kisbenedek 1999), továbbá közösségek tájléptékű eloszlásának véletlenszerűségét (Kolozsary and Swihart 1999) vizsgálják.

Választ kerestünk arra, hogy milyen háttérváltozók, faktorok okozzák a véletlentől eltérő közösség szerkezet kialakulását a kunhalmokon? Rosenzweig (1995) szerint a sziget-élőhelyek fajszámát a szigetbiogeográfia elméletei közül leginkább a habitatdiverzitás elmélet befolyásolja. Az Orthoptera rovarok többsége azonban polifág, a fajok között niche-átfedések tapasztalhatók (Joern 1979, 1981), így azt gondolhatnánk, hogy nincs jelentősége a vizsgált élőhelyszigeteken a habitatok sokféleségének. Vizsgálataink során bebizonyosodott, hogy az Orthoptera közösségek szerkezetét izolált élőhelyen is döntően a vegetáció szerkezete, és polifág táplálkozásuk ellenére a vegetáció minősége befolyásolja. Ez utóbbi tény magával hordozza a jobb tápnövényért folytatott inter vagy intraspecifikus exploitatív kompetíció lehetőségét is (Schmitz 1997), bár saját vizsgálatainkban ez a megállapítás nem bizonyosodott be. Szoros kapcsolatot mutattunk ki az élőhelyek degradáltsága és Orthoptera közösségeik

hasonlósága között, ami egybevág azokkal a magállapításokkal, hogy e rovarokra nagy hatással van az élőhely természetességi állapota (Báldi and Kisbenedek 1997). A kunhalmokon, gyengén ugyan, de kimutatható volt a szigetek egymástól mért térbeli távolságának hatása, alátámasztva a bevezetésben említetteket, miszerint az Orthoptera rovarok egy részének nagyobb migrációs képességével magyarázhatóan időnként módosíthatja a növényzethez való kötődés mértékét. A térbeli távolság fontos közösségszerkezetet befolyásoló tényező lehet elszigetelt élőhelyek és az őket összekötő, a folyókat kísérő gátak Orthoptera közösségeinél (Krausz et al. 1995) hasonlóan dél-alföldi izolátumok, köztük néhány kunhalom kabócaközösségeinél (Molnár and Györfy, 1999), de jelen vizsgálataink szerint nem lényeges befolyásoló tényező nagyobb kiterjedésű, természetközeli gyepek esetében, ahol az egymástól térben elkülönülő, de növényzetében hasonló habitatok Orthoptera közösségei nagy hasonlóságot mutattak.

Egy izolátumon belül a habitatokhoz való kötődést mutatja svájci hegyi réteken (Alp Stabelchodon) végzett különböző szukcessziós stádiumú élőhelyfoltok Orthoptera közösségeinek összehasonlító elemzése. A vegetáció szukcessziós stádiumait az egyes rovarcsoportok eltérő módon követik. A bugaci homokbuckás élőhely kis léptékű foltjaiban a fitofág rovarok közül a tápnövényekhez jobban kötődő kabócák jól követték a növényi szukcesszió menetét, a sáskák, pókok kevésbé, míg a hangyák szukcessziója nagy mértékben eltért a növényzetétől (Gallé et al. 1985). Ugyancsak nem teljesen követik a sáskaközösségek a vegetáció szukcesszióját Chambers és Samways (1998) vizsgálatai szerint Dél-Afrikában. Jobban növekedett a sáskák fajgazdagsága és egyedszáma évenként, a minden télen felégetett élőhelyen, mint három évenként égetetten, valamint a háromszor kaszált területen is, mint az egyszer kaszáltan. Ennek ellentmondanak a hazai természetvédelmi kezelések tapasztalatai (pl. Nagy 1997), bár nagyon lényeges a kaszálás időpontjának meghatározása, hiszen a különböző fejlődési stádiumban különböző mértékű e rovarok veszélyeztetettsége. Magunk nem vizsgálhattuk az Orthoptera közösség szukcesszióját, csak fajösszetételének, denzitásának, diverzitásának változását a különböző szukcessziós stádiumú növényzeti foltokban. A vegetáció szukcessziójának előrehaladtával az általunk tapasztalt denzitás

és diverzitásnövekedést alátámasztja Sieman és munkatársai (1999) több rovarcsoporton, köztük fitofág rovarokon végzett tanulmányának megállapításait

Az eredményeink alapján felmerül a kérdés, vajon izolátumoknak tekinthetők-e a vizsgált kunhalmok az Orthoptera közösségek számára. Hiszen a szigetbiogeográfia szárazföldi szigetekre is bizonyított törvényszerűségei (Diamond and May, 1976) a vizsgált kunhalmokon az Orthoptera együtteseket vizsgálva nem bizonyosodott be. A nagysághatás, a faj-terület görbe összefüggése nem volt kimutatható. Ez az eredmény egybevág Davies and Margules (1998) futóbogárközösségeken erdőfoltokban, valamint Gallé és munkatársai (1990) 56 Dél-Alföldi izolátumon, köztük 9 kunhalmon végzett szünzoológiai vizsgálataival. Az utóbbiban megállapították, hogy a Cicadinea és Orthoptera közösségeknek sem a fajszáma, sem Shannon diverzitása nem nő az izolátumok méretének növekedésével, sőt a Cicadinea csoportnál enyhe negatív korrelációt mutattak ki a terület növekedésével. Ennek oka lehet a tanulmány szerint a kisebb izolátumoknak a környező területekről történő invázióval szembeni kisebb ellenállóképessége, mely megnövelheti a fajszámot a kis méret ellenére is. Másrészt figyelembe kell venni a fitofág rovarok speciális helyzetét (Strong et al. 1984), ahol a fajszámot befolyásolhatja a tápnövény előfordulása és architekturális komplexitása is. Harmadrészt a kunhalmok kisebb mérete (0,08-0,4 ha) és kicsi méretkülönbségei is okozhatják, hogy a fajszám nem nőtt ezek méretének növekedésével. Ez utóbbi magyarázatot támasztja alá Báldi és Kisbenedek (1999) tanulmánya is, melyben ugyancsak Orthoptera rovarokat vizsgálva elszigetelt, de nagyobb méretű sztyeppfoltokban kimutatta a nagysághatást. Szintén ezt tapasztaltuk az általunk vizsgált hegyi réteken, melyek nagysága 0,85-22,5 ha között változott, és a fajszám szignifikánsan nőtt a terület méretének növekedésével. E tények felhívják a figyelmet a szünbiológiai kutatásokban oly gyakori skálázási problémákra (Banks 1998).

Az izolátumokhoz legközelebb eső kolonizációs forrásként szolgálható élőhely távolsága a vizsgált kunhalmok Orthoptera együtteseinek összetételét nem befolyásolta. Ezt tapasztaltuk az eltérő migrációs képességű egyenesszárnyú csoportokat külön vizsgálva is. Az irodalomban számos egymásnak ellentmondó eredményeket találhatunk ebben a témában. Ugyancsak nem tudtak kimutatni összefüggést a legközelebbi élőhely távolsága



és az egyedszám között természet, skorpió és hangyafajokat vizsgálva 53 eukaliptusz-fragmentumon Ausztráliában (Abensperg-Traun és Smith 1999). Ellentétben Hjermann és Ims (1996) tanulmányával, melyben az izolátum elszigeteltségének növekedése és a *Decticus verrucivorus* szöcskefaj jelenléte között negatív összefüggést mutattak ki, valamint Baz és Garcia-Boyeró (1995) vizsgálatával, melyben az elszigeteltség növekedésével egy közösség faji diverzitásának csökkenését figyelték meg. Más tanulmány szerint a szivogató növényevő és parazitoid rovarok fajgazdagsága lecsökken az izoláltsággal, a levélragó növényevőké és a ragadozóké nem (Golden and Crist 1999). Az eltérő eredmények a „szárazföldi szigetek” 1.4. pontban leírt sokféleségével magyarázhatóak. A kunhalmok esetében sem lehet tudni pl. nem volt-e régebben, néhány éve, egy az izolátumhoz közelebbi, azóta már felszántott, átalakult kolonizációs forrás, vagy eltűnt zöld folyosó, út menti mezsgye, mely befolyásolhatja a jelenlegi állapotokat.

A kunhalmokat körülvevő monokultúra Orthoptera fajok általi átjárhatóságával és az izolálódás korával sem találtunk kimutatható összefüggést. Pedig a kunhalmokat körülvevő monokultúra átjárhatósága az Orthoptera rovarok számára lényegesen befolyásolhatja az elszigeteltség mértékét. Tanulmányozását, hatásának kimutatását közösségi szinten megnehezíti azonban, hogy egy-egy monokultúra átjárhatósága fajonként változó. Míg egyes fajok számára átjárhatatlan egy búzavetés, addig pl. a *Tettigonia viridissima*, *Gampsocleis glabra* gyakran előfordulhat benne. Tarlókon pl. a *Calliptamus italicus*, *Oedipoda coerulescens*, *Chorthippus dorsatus* fajok találják meg táplálkozó és élőhelyüket (Nagy 1953b). Ugyancsak megnehezíti a vizsgálatokat, hogy a kunhalmok környéke többnyire agrárterület lévén, évente változhat. Az elszigetelődés korának megállapításához régi katonai térképeket használtunk, melyekről 1782-től kb. százévenként (1872, 1996) olvasható le a kunhalmokat körülvevő természetes élőhelyek megszűnésének ideje. Az izoláltság ideje és az Orthoptera közösségek közötti összefüggés hiánya feltételezéseink szerint magyarázható azzal, hogy a kunhalmok Orthoptera közösségeinek összetételét rövidebb periódusú események határozzák meg.

Az elszigeteltséget jellemző tulajdonságok közül egyedül a lehetséges folyosó jelenléte tűnt fontos tényezőnek, különösen a gyenge migrációs képességű fajok esetében. A

zöldfolyosó összekötő szerepét, jelentőségét számos tanulmány bizonyította. Pozitív és negatív hatásait hangsúlyozza Gallé és munkatársai (1995). Haddad (1999), valamint Haddad és munkatársai (1999) kimutatta lepkéknél a folyosó jelenléte és az állatok nagyobb mozgásintenzitása, valamint az összekötött izolátumokon a lepkék denzitásának növekedése közötti kapcsolatot. Johannesen és munkatársai (1999) két sáskafaj (*Stenobothrus lineatus*, *Stenobothrus stigmaticus*) izolátum közötti mobilitását genetikai vizsgálatokkal tanulmányozta, melyben a folyosó hatását bizonyítani nem tudta. Abból a tényből, hogy a kunhalmok Orthoptera közösségei jobban hasonlítanak egymásra, mint a legközelebbi természetközeli gyepekére, továbbá a fajösszetétel és a dominanciaviszony közel állandóak, arra következtethetünk, hogy a vizsgált kunhalmoknak többnyire a környezetüktől eléggé elkülönülő, önálló -bár szegényes - Orthoptera együtteseinek vannak. Ezen Orthoptera együttesek struktúráját inkább az egyes habitatok minősége határozza meg, és kevésbé annak elszigeteltsége. Azonban a nagyobb migrációs képességű fajok nagyobb aránya és a folyosó fontossága a gyenge migrációs képességű fajok esetében ezen élőhelyek elszigeteltségére utalhat.

Hanski (1982) a fajok elterjedésbeli megoszlását - a helyi gyakoriság és a regionális elterjedtségbeli kapcsolatot leíró - core-satellit - modellel jellemezte és eredményesen tesztelte növényekre, trágyabogarakra, poszméhekre. Ugyancsak kimutatható volt a lokális denzitás, valamint a fajsza és az elfoglalt élőhelyek száma közötti léptékfüggő kapcsolat hazai hangyaközösségeken (Gallé 1987). A vizsgált kunhalmokon és hegyi réteken előforduló Orthoptera rovarok esetében ez a fajta bimodalitás nem volt kimutatható. A kunhalmokon előforduló egyes Orthoptera fajok előfordulása, eloszlása és a háttérváltozók közötti kapcsolat magyarázatára a fajok eltérő növény szerkezetéhez való kötődésében, eltérő migrációs képességében, degradációval szembeni érzékenységében keresendő. Az egyes háttérváltozók hatásának magyarázatára kevés irodalmi adat szolgál. Brozowski (2000) az egyik legmozgékonyabb közép-európai sáskafajnak nevezte a *Glyptobothrus brunneus* fajt, mely gyorsan, könnyen megjelenik új élőhelyen. Ezzel a képességével magyarázható az összefüggés a kunhalmokon való előfordulása és a környék átjárhatósága között. Hochkrich és munkatársai (2000) tanulmányukban kimutatják a *Chorthippus albomarginatus* faj kaszálással, legeltetéssel szembeni érzékenységét egy északnyugat-németországi természetvédelmi területen,

annak ellenére, hogy a kunhalmokon az alacsonyabb ritkásabb, fűfélékben gazdagabb élőhelyeket preferálta. Az *Oecanthus pellucens* száraz füves-cserjés élőhelyeket kedvel, gyakran tartózkodik magasabb növények virágrészeiben (Bellman 1985), mely tulajdonsága magyarázza a kunhalmokon tapasztalt negatív összefüggést a fűfélék borítottságával. A *Tesselan vittata*, *Calliptamus italicus*, *Euchorthippus declivus* fajok gyakorisága és a vegetáció degradáltsága közötti negatív összefüggés nem magyarázza e fajok gyomtársulásokhoz, parlagokhoz való kötődését (Nagy 1997).

## **12. Eredmények összefoglalása**

### **12.1. Orthoptera közösségek fajösszetétele és struktúraváltozása kunhalmokon**

A vizsgált hazai kunhalmokon 32 Orthoptera faj előfordulása bizonyosodott be, közülük kettő faj védett Magyarországon, 10 faj pedig állatföldrajzilag értékes fajnak számít. Ez a fajsza a Magyarországi Orthoptera fauna kb. 27%-a, mely - tekintetbe véve a vizsgált élőhelyek kis méretét - figyelemre méltó. A vizsgálat során a Caelifera rend fajait és az Ensifera rendből elsősorban a szöcske fajokat tudtuk begyűjteni, a tücskök nagyrészenek gyűjtését a fűhálós módszer nem illetve alig tette lehetővé. Hazai viszonylatban az állatföldrajzilag értékes Orthoptera-fajok túlnyomóan mediterrán, pontomediterrán areájúak, melyek együttesen a kunhalmokon kimutatott fajok 31,2%-át adják. Az egyes halmokon a fajsza 6 és 18 között változott. A 3 év során a dominanciaviszonyok egy élőhelyen belül nagy ingadozásokat mutattak. A kunhalmok összességében azonban mind a konstancia, mind a dominanciaviszonyok egységesebb képet adtak. Általában öt-hét nagy dominanciájú, általánosan elterjedt faj jelenléte volt jellemző, melyek a halmok legalább felében jelen voltak. Fajösszetételük a 3 év során keveset változott, ami utalhat egy ott kialakult állandóbb, egyedszámukat tekintve azonban jelentősen fluktuáló közösségre.

### **12.2. A véletlentől eltérő struktúra**

A közösségi kutatások legáltalánosabban megfogalmazott nullhipotézise a populációk koegzisztenciájának véletlenszerűsége, melynek tanulmányozása és statisztikai kiértékelése sokváltozós esetben hagyományos tesztekkel nem valósítható meg. Ezért ebben a munkában az eredeti abundancia-értékek randomizációjával állítottuk elő a nullmodellt. Megállapítottuk, hogy a kunhalmok Orthoptera együtteseinek ordinációs struktúrája szignifikánsan eltér a random szerveződéstől, vagyis annál aggregáltabb eloszlást mutat. Ez azt jelenti, hogy az egyes kunhalmok együttesei jobban hasonlítanak egymásra, mint azt a véletlen közösségek kialakításával várhatnánk. Ebből egyszersmind

olyan szerveződési szabályok meglétére is következtethetünk, amelyek maguknak az egyes kunhalom-közösségeknek a kialakulásáért felelősek.

### **12.3. Háttérváltozók hatása izolátumok Orthoptera közösségeire**

A szerveződésüket, struktúrájukat befolyásoló - általunk vizsgált - külső tényezők közül a kunhalmokon megfigyelt Orthoptera együttesek szoros korrelációt mutattak az élőhely vegetációjának struktúrájával, melyet a degradáltság mértékével, a százalékos összborítással, átlagos növénymagassággal és a növényzet faji diverzitásával jellemeztünk. A kunhalmok egymás közötti távolságával mutatott összefüggés az egyenesszárnýú fajok elterjedésének regionális különbségeire utalhat. Ugyancsak összefüggést találtunk fenyőerdővel körülvett elszigetelt magashegyi réteken az egyes élőhelyek Orthoptera közösségei valamint növény szerkezetük, átlagos növénymagasságuk, tengerszintfeletti magasságuk és az élőhelyek nagysága között.

### **12.4. Eltérő szukcessziós stádiumú vegetáció Orthoptera közösségei hegyi réteken**

Egy izolátumon belül, a különböző szukcessziós stádiumú habitatokhoz való kötődés mértékét vizsgálva megállapítható, hogy ezek Orthoptera közösségei a PCA ordinációs térben elkülönülnek egymástól, mutatva a vegetációs stádiumokhoz való kötődésüket. Így külön csoportot alkotnak a késői *Carex*, valamint a korai *Festuca* fázis egyenesszárnýú közösségei, és nagyobb hasonlóságot mutatnak a korai *Carex*, valamint a késői *Festuca* fázis Orthoptera közösségei, mintegy átmenetet képezve a két szélsőség között. Az Orthoptera közösségek denzitása a vegetáció szukcessziójának előrehaladtával nőtt. A vizsgált háttérváltozók és az egyes foltok Orthoptera közösségei között elvégzett rangkorreláció során csak a vegetáció becsült magasságának változásával találtunk enyhén szignifikáns ( $p=0,088$ ) összefüggést.

### **12.5. Háttérváltozók hatása nem izolált élőhelyek Orthoptera közösségeire**

Nem izolált, nagyobb kiterjedésű, természetközeli élőhelyeken - összehasonlításként a kunhalmokon kapott eredményekhez - a vegetáció és a térbeli távolság Orthoptera

közösségekre gyakorolt hatását vizsgáltuk a Pusztaszeri Tájvédelmi Körzetben. A 11 mozaikos mintavételi helyet, eltérő növényállományok alapján további 65 foltra bontva megállapítottuk, hogy a vizsgált Orthoptera közösségek szorosan kötődnek az egyes növényzeti típusokhoz, függetlenül azok térbeli távolságától. Nem mutatható ki tehát a kunhalmok, mint élőhelyszigetek esetében bebizonyosodott regionális elterjedésbeli különbség, az egyes élőhelyek közötti térbeli távolság hatása az Orthoptera közösségekre.

## 12.6. Elemi kölcsönhatások sáska populációk között

A kunhalmokon is gyakori három - növényevő - sáska fajpár (*Euchorthippus declivus-Calliptamus italicus*; *Glyptobothrus brunneus-Euchorthippus declivus*; *Chorthippus albomarginatus-Euchorthippus declivus*) közötti kompetíciós kísérletek első évének eredményeképpen a fajok közötti kölcsönhatást, másik faj hatására történő nagyobb egyedszámcsökkenést kimutatni nem tudtunk, bár a mintaszám alacsony volta miatt további ismétlő vizsgálatok szükségesek.

## 12. 7. Az elszigeteltség hatása izolátumok Orthoptera közösségeire

12.7.1. Az Orthoptera együttesek szerkezete és a kunhalmok elszigeteltséget jellemző tulajdonságai között nem mutatható ki szignifikáns összefüggés: sem a legközelebbi gyepes élőhely távolsága, az átjárhatóság, a lehetséges folyosó megléte, az izoláltság kora, sem az élőhelyek méretének hatása nem bizonyítható. A nagysághatást a kunhalmok Orthoptera együtteseinek kimutatni nem tudtuk, a fajszám nem nőtt szignifikánsan az izolátumok méretével. A nagyobb kiterjedésű, de fenyvesekkel körülvett hegyi rétek Orthoptera közösségeit tanulmányozva sem találtunk összefüggést a vizsgált területek egymástól mért és a legközelebbi tisztás távolságával, mely fajforrásul szolgálhat az izolátumok számára, valószínűsítve azt a feltételezést, hogy a fenyőerdő a fajok többségének nem átjárható. Ezen élőhelyeken a fajszám és az élőhelyek nagysága között a logaritmikus összefüggés kimutatható volt.

12.7.2. A kunhalmok és a hozzájuk legközelebb eső természetközeli gyepek Orthoptera együttesét összehasonlítva azt látjuk, hogy a halmok és a legközelebbi habitatok egyenesszárnnyú együtteseinek PCoA ordinációstérben jól elkülönülnek (9.2.2.1. ábra). A



kunhalmok Orthoptera közösségei jobban hasonlítanak egymásra, mint a hozzájuk legközelebb eső fajforrásként szolgálható élőhelyekére. Ennek háttérmechanizmusait keresve a vizsgált háttérváltozók közül csak a lehetséges folyosó befolyásoló hatását tudtuk kimutatni, sem a legközelebbi kolonizációs forrás távolsága, sem a környék átjárhatósága, sem az elszigetelődés ideje, sem a növény szerkezeti különbségek, sem a domborzati különbségek jelentőségét bizonyítani nem tudtuk. Ha az egyenesszárnýú rovarok tömegességi viszonyait nem vesszük figyelembe, csak bináris adatokat használunk - növelve ezzel a ritka fajok jelentőségét -, csökken az ordinációs mintázatbeli különbség a kunhalmok és lehetséges kolonizációs forrásaik Orthoptera közösségeiben. Ebben az esetben a legközelebbi habitatok és kunhalmok vegetációjának degradáltságbeli hasonlósága és Orthoptera közösségeik hasonlósága szignifikáns összefüggést mutatott. Mindezek alapján arra következtethetünk, hogy a kunhalmoknak önálló Orthoptera együtteseik alakulhattak ki, melyekre kevésbé hatnak a közeli potenciális kolonizációs források, inkább a kunhalmok, mint élőhelyek minősége tűnik fontos befolyásoló tényezőnek.

12.7.3. A kunhalmokon az Orthoptera közösségek migrációs képességük szerinti megoszlását vizsgálva kimutatható, hogy a kunhalmokon a nagy migrációs képességű fajok szignifikánsan nagyobb arányban vannak jelen, más hasonló jellegű, de nem izolált természetközeli élőhelyekhez képest. A gyenge és közepes migrációs képességű fajok esetében nincs különbség. Mindkét típusnál a gyenge migrációs képességű fajok száma volt a legtöbb, a jó migrációs képességűeké a legkevesebb. A háttérváltozókat vizsgálva megállapítható, hogy mindhárom migrációs csoportra az élőhely növényzete, relatív magassága hatott, elszigeteltsége nem. A gyenge és közepes migrációs képességű Orthoptera populációk negatív, a jó migrációs képességűek pozitív korrelációt mutattak a növényzet degradáltságának, magasságának és borítottságának növekedésével, tehát a kunhalmokon a mozgékonyabb fajok jobban preferálják a magassabb, dúsabb növényzetű kunhalmokat, mint kevésbé mozgékony társaik. Egyedül a gyenge migrációs képességű csoportnál mutatható ki a lehetséges folyosó hatása.

## 12.8. Populáció szintű különbségek izolátumok Orthoptera közösségeiben

12.8.1. Az Orthoptera populációk gyakorisági arányainak vizsgálatakor, a Hanski-féle core-satellite modellt tesztelve megállapíthatjuk, hogy sem a kunhalmok, sem az elszigetelt magashegyi rétek esetében nem tudtunk kimutatni bimodalitást a fajok által elfoglalt élőhelyek száma és a fajszaám között.

12.8.2. Az egyes háttérváltozók és a kunhalmokon előforduló 10 gyakoribb Orthoptera faj között kimutatott összefüggéseket táblázatban összesítettük. A *Tesselana vittata* a korrelációs vizsgálatok szerint kedveli a magasabb vegetációjú, de kisebb mértékben degradált kunhalmokat, bár ismert degradáltabb élőhelyekhez, gyomtársulásokhoz, parlagokhoz való kötődéséről is. Hasonlóan az előző fajhoz, a *Calliptamus italicus* gyakorisága is csökken a nagyobb mértékben degradált kunhalmokon, kedveli viszont az alacsonyabb, ritkásabb növényzetet, mely elsősorban geofil életmódjával magyarázható (Rácz 1993). A *Chorthippus albomarginatus*, *Glyptobothrus mollis* *Euchorthippus declivus* fajok az alacsonyabb, míg a *Chorthippus dorsatus* a magasabb növényzetű kunhalmokat preferálják. A legközelebbi kolonizációs forrás távolságának negatív hatása mutatható ki egy közepes migrációs képességű faj, az *Omocestus ventralis* elterjedésében, a kunhalmokat körülvevő monokultúrák átjárhatósága pedig a parlagokon gyakori *Glyptobothrus brunneus* faj előfordulását segíti elő.

12.8.3. Az ún. pozíció-szélesség kiszámolása lehetővé teszi az egyes populációk eloszlásának magyarázatát, csoportosítását, specialista-generalista jellegének megvitatását a vizsgált élőhelyeken. Előnye, hogy az élőhely tulajdonságokat nem egyesével vizsgálja, hanem azok összességének együttes hatását. A kunhalmokon a pozíció és szélesség között szignifikáns negatív összefüggést tudtunk kimutatni ( $p=0,008$ ), a magashegyi rétek esetében nem. A szélesség-fajszaám hisztogrammon a kunhalmok esetében enyhe bimodalitás volt kimutatható. A nagyobb szélességű (többféle, eltérő kunhalmokon egyaránt jelen lévő), generalistább fajok száma a legnagyobb. A kunhalmok összes vizsgált élőhelyet és elszigeteltséget jellemző tulajdonságaira nézve legkevésbé érzékeny (generalista) fajok voltak az *Oecanthus*

*pellucens*, *Euchorthippus declivus*, *Tesselana vittata*, leginkább érzékenyek (specialisták) a *Calliptamus barbarus*, *Roeseliana roeseli*, *Gampsocleis glabra* fajok voltak melyek csak egy-egy kunhalmon voltak jelen. A generalista fajok pozíciója és szélesség értékei nagyon hasonlóak, míg a specialista fajok pozíció és szélesség értékei - az eltérő élőhelyigények miatt - jobban szóródnak. A *Phaneroptera nana*, *Conocephalus discolor* fajok nagyobb pozíció-értékei jól tükrözik a speciális bokros ill. nagyobb nedvességigényt kedvelő életmódot, mely csak kevés kunhalomra volt jellemző. A legnagyobb pozíciójú *Omocestus ventralis* faj élőhelyválasztás tekintetében a kunhalmokon specialistának bizonyult, a legnagyobb szélességgel rendelkező *Chorthippus dichrous* faj az eltérő élőhelyeken egyaránt jelen volt. A magashegyi réteken a fajok többsége kis pozícióval és nagy szélesség értékekkel jellemezhetők, vagyis többségük a vizsgált rétek mindegyikén előfordult. A leginkább generalisták a Magyarországon is gyakori *Chorthippus paralellus*, és a csak 1000 m felett előforduló *Omocestus viridulus* fajok mutatkoztak.

### **13. Köszönetnyilvánítás**

Szeretnék köszönetet mondani férjemnek és munkatársamnak, Pápai Jánosnak, akivel mind a terepvizsgálatokat, mind a dolgozat megírását közösen végeztük, valamint Dr. Nagy Barnabásnak az értékes és hasznos tanácsaiért és témavezetőmnek Dr. Gallé Lászlónak biztatásáért, szakmai segítségéért. A kunhalmok botanikai felvételezését Dr. Körmöczi László végezte, a randomizáció kidolgozását Horváth András segítette, köszönet érte. Munkámat az OTKA 020 149 számú programja támogatta.

## 13. Summary of the results

### 12.1. The species composition and structural changes of Orthoptera assemblages on kurgans

The occurrence of 32 Orthoptera species has been proven on the examined old cemetery hills (*kurgans*) in Hungary. Two of these 32 species are protected in the country, while 10 of them are considered to be zoogeographically valuable species. This number of species constitutes approximately 27 per cent of the Hungarian Orthoptera fauna, which - taking into consideration the small size of the examined habitats - is quite remarkable. The collected species belong to the orders Caelifera and Ensifera, whereas the number of cricket species is low, because of the employed sampling technique. In Hungarian relations, the zoogeographically valuable Orthoptera species are based predominantly on Mediterranean and Ponto-Mediterranean areas, constituting altogether 31.2 per cent of the species found on the kurgans. The species number varied from 6 to 18 on the individual kurgans. Dominance relations showed significant fluctuations within the individual habitats during the three years of research. In the aggregate of the kurgans, however, both invariance and dominance relations presented a more homogeneous picture. In general, the occurrence of 5 to 7 dominant, wide-spread species was characteristic, which present in at least half of the kurgans. Their composition hardly changed during the three years, which can indicate the formation in the area of a more stable, still - in terms of their numbers - significantly fluctuating community.

### 12.2. Non random structure

Revealing the difference from random is the first step in every pattern study. Traditional tests are incapable of performing the statistical analysis of the data in multivariate cases, therefore null models were established in this study by the randomisation of real field abundance-values. It was found that the ordination structure of kurgan Orthoptera assemblages differs significantly from randomness, that is, it shows a less segregated distribution. This means that kurgan assemblages are more similar to each other than what could be expected from the formation of random assemblages. This suggests the existence of such organisation patterns which are responsible for the formation of the individual kurgan assemblages.

### **12.3. The effects of external correlates on Orthoptera assemblages in isolated habitats**

Among the examined external factors influencing their organisation and structure, the Orthoptera assemblages observed on kurgans showed particularly close correlation with the structure of the vegetation of the habitat, which we described by the extent of degradation, the percentage of total plant coverage, the average height and species diversity of the vegetation. The correlation demonstrated by the distances between the individual kurgans may suggest regional differences in the distribution of the long winged species.

Correlation can also be found on isolated alpine meadows surrounded by pine woods, between the Orthoptera assemblages and the structure and average height of vegetation, the height above sea level and the size of the habitat.

### **12.4. Orthoptera assemblages of vegetations in different succession phases on alpine meadows**

The Orthoptera of the habitats in different succession phases are well separated in PCA ordination space, indicating coordinated successional steps between vegetation and Orthoptera assemblages. In this way, the Orthopterous assemblages of the late *Carex* and early *Festuca* phases form a separate group, while a greater similarity is displayed by the Orthoptera assemblages of the early *Carex* and late *Festuca* phases, forming a kind of transition between the two extremes. The density of Orthoptera assemblages grew in line with the advance of the vegetation succession. In the course of establishing a rank correlation between the examined external correlates and the Orthoptera assemblages of individual patches we found a slightly significant correlation ( $p=0.088$ ) with only the changes of the estimated height of the vegetation.



## **12.5. The effects of external correlates on Orthoptera assemblages of non-isolated habitats**

To make a comparison with the results gained on kurgans, we studied the effects of vegetation and spatial distance on Orthoptera assemblages in Pusztaszeri Tájvédelmi Körzet (Pusztaszer Regional Conservation Area), on non-isolated, larger, natural habitats. Dividing the 11 mosaic-like sampling sites into further 65 patches on the basis of differences in vegetation we found that the examined Orthoptera assemblages were closely related to particular vegetation types, irrespective of their spatial distance. Therefore the differences in regional distribution, the influence of the spatial distance on Orthoptera assemblages that was proven in the case of kurgans as habitat islands cannot be demonstrated in this case.

## **12.6. Interactions between grasshopper populations**

The results of the first year of making competition experiments among the three - herbivorous - pairs of cricket species (*Euchorthippus declivus* - *Calliptamus italicus*; *Glyptobothrus brunneus* - *Euchorthippus declivus*; *Chorthippus albomarginatus* - *Euchorthippus declivus*) frequently found on kurgans, too, did not make it possible for us to demonstrate interrelationships between the species or any significant decrease in the number of specimens as a result of the influence of another species, although further repetitive examinations are necessary because of the small size of the sample.

## **12.7. The effects of isolation on Orthoptera assemblages in isolated habitats**

12.7.1. No significant correlation can be observed between the composition of Orthoptera assemblages and the isolation attributes of kurgans, namely the distance of the nearest grassland, the 'permeability' of the fields around the kurgans, the existence of a presumable corridor, the age of isolation and the size of the habitat; no influence of any of these attributes can be proved. We could not detect any size effect on the Orthoptera assemblages of kurgans; the species number did not increase significantly in line with the size of the isolated habitat. Again, the study of Orthoptera assemblages on alpine meadows that were of larger extension but surrounded by pine-woods did not reveal any correlation with the distance of the examined

territories from each other and from the nearest clearing which might serve as a species' pool for the isolated habitats, which renders the hypothesis, that pine woods are not permeable for most of the species, probable. On these habitats it was possible to reveal a logarithmic correlation between the species number and the size of habitats.

12.7.2. Comparing the Orthoptera assemblages of kurgans with those of the nearest grasslands it can be seen that the Orthoptera assemblages of kurgans are distinctly segregated from the assemblages of the nearest habitats in the PCoA ordination space (Figure 9.2.2.1.). Kurgan Orthopterans are more similar to each other than to neighbouring habitats that could act as species' pools. Searching for the background mechanisms of this phenomenon among the examined external correlates, we could only prove the influence of a presumable corridor; however, we could not demonstrate the effects of the distance of the nearest colonisation source, the permeability of the area, the age of isolation, the structural differences of vegetation or the differences in the configuration of the terrain. ignoring the density relations of Orthopterans and using only binary data - thus, increasing the significance of rare species - differences in ordination patterns between the Orthoptera assemblages of kurgans and their possible colonisation sources decrease. In the case the similarities in the extent of vegetation degradation on kurgans and in neighbouring habitats and the similarity between the Orthoptera assemblages of them showed a significant correlation. On the basis of these results we can conclude that kurgans have their own Orthoptera assemblages which are less influenced by the nearby colonisation sources, whereas the quality of kurgans as habitats seems to be a more influential factor.

12.7.3. The study of the distribution of Orthoptera assemblages according to their migration ability revealed that the proportion of species with larger migration ability was significantly higher on kurgans than on other similar but non isolated habitats. In the case of species with little and moderate migration ability no difference was found. In both types of habitats, the number of species with little migration ability was the highest and the number of species with good migration ability was the lowest. Examining the external correlates we can demonstrate that each of the three migration groups was affected by the vegetation and relative height of the habitat, whereas they were not influenced by their degree of isolation. It was only in the

case of species with little migration ability that the influence of a presumable habitat corridor was possible to be observed.

## 12.8. Population level differences in isolated Orthoptera assemblages

12.8.1. By studying the frequency rate of Orthoptera populations and by testing Hanski's core-satellite model we can conclude that it is not possible to observe bimodality between the number of habitats occupied by the species and the species number in the case of either kurgans or alpine meadows.

12.8.2. The relations examined between the specific external correlates and the 13 most common species found on kurgans were summarized in a table. The correlation of *Tesselana vittata*, *Calliptamus italicus*, *Chorthippus albomarginatus* and *Glyptobothrus mollis* species with the extent of degradation and plant coverage of kurgans describes adequately the strong links between these species and the more degraded habitats, weed associations, fallow lands. The influence of the distance of the nearest colonisation source can be revealed in the distribution of a particular species with moderate migration ability (*Omocestus ventralis*), while the permeability of monocultures surrounding the kurgans helps the occurrence of *Glyptobothrus brunneus*, a species frequently found on fallow lands.

12.8.3. The study of the specialist-generalist characteristics was carried out through position and width data. We found a significant negative correlation ( $p=0.008$ ) between position and width on kurgans, which was not the case with alpine meadows. A slight bimodality was observed on the width and species number histogram in the case of kurgans. With regard to the attributes characterising all the examined habitats and the degree of isolation, *Oecanthus pellucens*, *Euchorthippus declivus* and *Tesselana vittata* proved to be the least sensitive (generalist) species, whereas *Calliptamus barbarus*, *Roeseliana roeseli* and *Gampsocleis glabra* were the most sensitive (specialist) species. On the alpine meadows, however, the most generalist species were *Chorthippus paralellus* (which are wide-spread in Hungary, too) and *Omocestus viridulus* species, which usually appear above 1,000 metres.

## 15. Irodalomjegyzék

Abensperg-Traun, M. and Smith, G.T. (1999): How small is too small for small animals? Four terrestrial arthropod species in different-sized remnant woodlands in agricultural Western Australia. - *Biodiversity and Conservation*, 8, 109-126.

Achermann, G., Schütz, M. and Krüsi, B.O. (1999): Vegetationsentwicklung von der Hochstaudenflur zum Bergföhrenwald. – *Schweizerischer Nationalparkforschungen*.

Adamovic, Z.R. (1970): Swampy and sandy habitats of Orthoptera in NE Srbija. - *Ekologia*, 5, 81-100.

Alvarado, M., Gallé, L. (2000): Ant assemblages associated with lowland forests in the southern part of the Great Hungarian Plain. - *Acta zool. hung.*, 46, 72-102.

Altmoos, M. (2000): Habitat, Mobilität und Schutz der Heuschrecken *Sphingonotus caeruleus* (L., 1767) und *Oedipoda caerulea* (L., 1758) in unrekultivierten Folgelandschaften des Braunkohlentagebaus im Südraum Leipzig. - *Articulata*, 15, 65-85.

Anderson, N.L. (1964): Some relationships between grasshoppers and vegetation. - *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 57, 736-742.

Báldi, A. and Kisbenedek, T. (1997): Orthopteren assemblages as indicators of grassland naturalness in Hungary - *Agriculture, Ecosystem and Environment*, 66, 121-129.

Báldi A. and Kisbenedek T. (1999): Orthopterans in small steppe patches an investigation for the best -fit model of the species area curve and evidences for their non-random distribution in the patches. - *Acta Oecologica*, 20, 125-132.

Balogh, J. (1953): *A zoocönológia alapjai*. - Akadémia Kiadó, Budapest.

Banks, J.E. (1998): The scale of landscape fragmentation affects herbivore response to vegetation heterogeneity. - *Oecologia*, 117, 239-245.

Baz, A. and Garcia-Boyer, A.(1995): The effects of forest fragmentation on butterfly communities in central Spain. - J. Biogeogr., 22, 15-29.

Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. RE. (1986): Ecology: Individuals, Populations and Communities. Blackwell, Oxford.

Bellman, H. (1985): A Field Guide to the grasshoppers and crickets of Britain and Northern Europe. J. Neumann, Germany.

Belovsky G.E. (1990): Grasshopper competition. - Annual report, GHIPM Project. USDA/APHIS/PPQ, Boise, 45-50.

Belovsky G.E. (1991): Grasshopper competition and predation: biological control options. - 1990 Annual report, GHIPM Project. USDA/APHIS/PPQ, Boise, 37-44.

Belovsky G.E. and Slade J.B. (1993): The role of vertebrate and invertebrate predators in a grasshopper community. - Oikos, 68, 193-201.

Belovsky G.E. and Slade J.B. (1995): Dynamics of some Montana grasshopper populations: relationships among weather, food abundance and intraspecific competition. - Oecologia, 101, 383-396.

Bose P. and Davidar P. (1990): Rain forest ant community: species interaction at baits. In: Veeresh G.K., Mallik B., Viraktamath C.A. (ed.): Social Insects and Environment. - Oxford and IBH, New Delhi, 271-271.

Bonnet, E., Vilks, A., Lenain, J.-F., Petit, D. (1997): Analyse temporelle et structurale de la relation orthoptères - végétation. - Écologie, 28, 209-216.

Brozowski, F. (2000): Ökologische Untersuchung zur Fortpflanzung des Braunen Grashüpfers *Chorthippus brunneus* (Acrididae: Gomphocerinae) unter halbnatürlichen Bedingungen. - *Articulata*, 8, 1-138.

Budai, A. (1996): A kurgánok szerepe a biodiverzitásban. - *Búvár*, 1, 32.

Chambers, B.Q. and Samways, M.J. (1998): Grasshopper response to a 40-year experimental burning and mowing regime, with recommendations for invertebrate conservation management. - *Biodiversity and Conservation*, 7, 985-1012.

Chase J.M. (1996): Varying resource abundances and competitive dynamics. - *Am. Nat.*, 147, 649-654.

Chase J.M. and Belovsky G.E. (1994): Experimental evidence for the included niche - *Am. Nat.*, 143, 514 - 527.

Claridge, M.F. and Wilson, M.R. (1976): Diversity and distribution patterns of some mesophyll-feeding leafhoppers of temperate woodland canopy. *Ecological Entomology*, 1, 231-250.

Coleman B.D. (1981): On random placement and species-area relations. - *Math. Biosci.*, 54, 191-215.

Coleman B.D., Mares, M.A., Willig, M.R. and Hsieh, Y.-H. (1982): Randomness, area and species richness. - *Ecology*, 63, 1121-1133.

Davies, K.F. and Margules, C.R. (1998): Effects of habitat fragmentation on carabid beetles: experimental evidence. - *Journ. of Anim. Ecol.*, 67, 460-471.

Dempster, J.P. (1983): The natural control of populations of butterflies and moths. - *Biol. Rev.*, 58, 461-481.

Diamond, J.M. and May, R.M. (1976): Island biogeography and the design of nature reserves.  
- In: May, R.M. (ed.): Theoretical Ecology, Principles and Applications. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 163-186.

Evans E. W. (1989): Interspecific interactions among phytophagous insects of tallgrass prairie: an experimental test - Ecology, 70, 435-444.

Fischer, F.P., Schultz, U., Schubert, H., Knapp, P. and Schmöger, M. (1997): Quantitative assessment of grassland quality: acoustic determination of population sizes of orthopteran indicator species. - Ecological Applications, 7, 909-920.

Frivaldszky, J. (1867): A Magyarországi Egyenesröptűek Magánrajza.- Monographia Orthopterorum Hungariae, Budapest.

Gallé, L. and Gausz, J. (1971): Data for knowledge of the entomology of the Upper-Tisza district (Orthopteroidea and formicoidea). - Tiscia, 4, 83-102.

Gallé, L., Hornung, E., Szőnyi, G., Györffy, Gy., Kincsek, I. (1985): A JATE Állattani Tanszékének komplex ökológiai kutatásai. In: Tóth, K. (ed.): Tudományos kutatások a Kiskunsági Nemzeti Parkban. Hungexpo, Budapest, 174-196.

Gallé, L. (1987): Relative frequency of species coalitions in ecological communities: some comments. Ecology (CSSR), 6, 439-444.

Gallé L., Györffy Gy., Körmöczy L., D. Szőnyi G. és Harmat B. (1987): Különböző közösségtípusok élőhely heterogenitás inmdikációja homokpusztai gyepen. - Tudomány-Természet-Társadalom 1, 230-272.

Gallé L., Györffy Gy., Hornung E., Körmöczy L., Margóczy K., Szőnyi G., Vajda Z. (1990): Ökológiai izolátumok szünzoológiai vizsgálata, Szeged



Gallé, L., Györffy, Gy., Hornung, E., Kocsis, A., Körmöczi, L., Margóczi, K., Szönyi, G. and Vajda, Z., (1991): Arthropod Communities of Ecological Islands Surrounded by Agricultural Fields. - Proceedings of the 4th ECE/XIII. SIEEC, Gödöllő, 286-290.

Gallé L. (1994): Formicoidea közösségek szerveződése. - Doktori értekezés, Szeged

Gallé, L., Margóczi, K., Kovács, É., Györffy, Gy., Körmöczi, L. and Németh, L. (1995): River valleys: Are they ecological corridors? - Tiscia, 29, 53-59.

Gallé 1998: Ekvilibrium és nem-ekvilibrium koegzisztencia életközösségekben. In: Fekete G.(ed.): A közösségi ökológia frontvonalai, Scientia Kiadó, Budapest, 11-35.

Gallé, L. (2000): A kompetíció, mint közösségformáló mechanizmus: esettanulmányok hangyákon. In: Virágh, K., Kun, A.: Vegetáció és dinamizmus. MTA ÖBKI, Vácrátót, 243-255.

Gausz, J. (1970a): Ecological and coenological investigations of Orthoptera in the region of the Middle-Tisza (Kisköre). - Tiscia, 5, 55-68.

Gausz, J. (1970b): Faunistical and ecological observations on the Orthoptera fauna of the Hungarian Plain. - Tiscia, 6, 68-80.

Gerber, A. S. and Templeton A. R. (1996): Population sizes and within-deme movement of *Trimerotropis saxatilis* (Acrididae), a grasshopper with a fragmented distribution - *Oecologia*, 105, 343-350.

Golden, D.M. and Crist, T.O. (1999): Experimental effects of habitat fragmentation on old-field canopy insects: community, guild and species responses. - *Oecologia*, 118, 371-380.

Gyarmathy, I. (1996): Dombok, halmok, kurgánok. (Hajdú-Bihar megye mesterséges kiemelkedései) - Dél-Nyírség-Bihari Tájvédelmi Egyesület.

Györffy, Gy. and Szönyi, G. (1989): Movements of phytophagous insect populations between ungrazed sandy grassland and adjacent areas. - *Acta Biol. Szeged.*, 35, 129-155.

Györffy, Gy. (1993): Kabócaközösségek összetétele és szerkezetváltozásai dél-alföldi gyepeken. - Kandidátusi értekezés, Szeged.

Haddad, N.M. (1999): Corridor and distance effects on interpatch movements: a landscape experiment with butterflies. - *Ecological Applications*, 9, 612-622.

Haddad, N.M. and Kristen, A.B. (1999): An experimental test of corridor effects on butterfly densities - *Ecological Applications*, 9, 623-633.

Hairston, N.G., Smith, F.E. and Slobodkin, L.B. (1968): Community structure, population control, and competition. - *American Naturalist*, 44, 421-425.

Hansky, I. (1982): Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38, 210-221.

Hart, D.D. and Horvitz, R.J. (1991): Habitat diversity and the species -area relationship: alternative models and tests.: Bell, S.S., McCoy, E.D. and Mushinsky, H.R. (Eds.): *Habitat Structure. The Physical Arrangement of Objects in Space*. - Chapman and Hall, London, 47-68.

Hartmann, H. and Reich, M. (1998): Populationsstruktur und Mobilität von *Bryodema tuberculata* (Fabricius, 1775) in der Stora Alvaret (Öland, Sweden). - *Articulata*, 13, 109-119.

Heller, K.-G., Korsunovskaya, O., Ragge, D. R., Vedenina, V., Willemse, FÜRT., Zhantiev, R.D. and Frantsevich, L. (1998): Check-List of European Orthoptera. - *Articulata*, 7, 1-61.

Herrmann, M. (1995): Die Heuschrecken-Gemeinschaften verinselter Trockenstandorte in Nordwestniedersachsen - *Articulata*, 10, 119-139.

Herrmann, M. (1995): Die Heuschrecken-Gemeinschaften verinselter Trockenstandorte in Nordwestniedersachsen - *Articulata*, 10, 119-139.

Hilker, M. (1989): Regulation der Populationsdichte phytophager Insekten bei besonderer Berücksichtigung der "Abundanzfühler" und der Eiablagehemmung. - *J.Appl.Ent.*, 107, 310-317.

Hjermann, D.O. and Ims, R.A. (1996): Landscape ecology of the wart-biter *Decticus verrucivorus* in a patchy landscape. - *J. Anim. Ecol.*, 65, 768-780.

Hochkirch, A., Blanck, C., Dieling, H., Dormann, W., Hämker, S., Hoffmann, J. and Rahmel, U. (2000): Wiesen, Weiden und Witterung: Einflussgrößen für *Chorthippus albomarginatus* (Degeer, 1773) in einem nordwest deutschen Binnendelta (Lkr.Osterholtz, Niedersachsen). - *Articulata*, 15, 35-48.

Hoffmaenner B.(1951): Die Geradflügler (Dermaptera und Orthoptera) des schweizerischen Nationalparks und den angrenzenden Gebiete. - *Ergebn. wiss. Unters. schweiz. NationalParks*, 3, 237-311.

Hubbel, S.P. and Foster, R.B.(1986): Biology, chance, history and structure of tropical rain forest tree communities. In: Diamond J. and Case, T.J.(eds.): *Community Ecology*, 285-299, Harper and Row, New York.

Jablonowski, J. (1906): A hortobágyi sáskajárás (Locust plagues in the Hortobágy). - *Rovart.Lap.*, 13, 199-203.

Jablonowski, J. (1923): A sáska természetes pusztulása. (The natural destruction of locust). - *Köztelek*, 33, 666-667.

Jablonowski, J. (1926): Ungarns Heuschreckengefahr ernst und jetzt: eine entomologische Skizze. - *III. Internet. Ent. Kongr.*, 2, 377-388.

Janzen, D.H. (1968): Host plants in evolutionary and contemporary time . - Am. Nat., 102, 592-595.

Jansen, B. and Reich, M. (1998): Zur Populationsstruktur und Mobilität von *Psophus stridulus* in einer alpinen Wildflusslandschaft. - *Articulata*, 13, 121-125.

Jermý T. (1972): A növényevő rovarok táplálékspecializációja. - Doktori értekezés, Budapest.

Jermý T. (1983): Gondolatok a koevolúcióról - Akadémiai Kiadó, Budapest

Joern A. and Klucas G. (1993): Intra and interspecific competition in adults of two abundant grasshoppers from a sandhills grassland. - *Environ. Entomol.*, 22, 352-361.

Joern, A. (1979): Feeding patterns in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): factors influencing diet specialization. - *Oecologia*, 38, 325-347.

Joern A. and Lawlor L.R. (1981): Guild structure in grasshopper assemblages based on food and microhabitat resources. - *Oikos*, 37, 93-104.

Johannesen, J., Samietz, J., Wallaschek, M., Seitz, A and Veith, M. (1999): Patch connectivity and genetic variation in two congeneric grasshopper species with different habitat preferences - *Journal of Insect Conservation*, 3, 201-209.

Juhász-Nagy, P. (1986): Egy operatív ökológia hiánya, szükséglete és feladatai. - Akadémiai Kiadó, Budapest.

Kadocsa, Gy. (1947): Az olasz sáska (*Calliptamus italicus* L.) (The Italian locust). - *Folia ent. hung.*, 2, 43.

Kadocsa, Gy. (1952): A magyarországi sáskajárások és időszakosságuk (Locust plagues and their periodicity in Hungary). - *Ann.Inst.Prot.Plat.Hung.*, 5, 87-104.

Kemp W.P., Harvey S.J. and O'Neill K.M. (1990): Patterns of vegetation and grasshopper community composition. - *Oecologia*, 83, 299-308.

Kemp W.P. (1992): Rangeland grasshopper (Orthoptera: Acrididae) community structure: a working hypothesis. - *Environ. Entomol.*, 21, 461-470.

Kis, B. (1959): Adatok a Pholidoptera aptera Fabr. elterjedéséhez a Keleti és a Déli-Kárpátokban. - *Fol. Ent. Hung.*, 12, 83-90.

Kis, B. (1961a): Beiträge zur Kenntnis der Orthopteren-Fauna des Cozia Gebirges. - *Fol. Ent. Hung.*, 14, 423-432.

Kis, B. (1961b): Adatok a Romániában előforduló Poecilimon fajok ismeretéhez (Fisch.) *Fol. Ent. Hung.*, 15, 117-139.

Kis, B. (1979): Orthoptere de origine centralasiatica si pontica in fauna Romanei. - *Mus. Brukenthal - Studii si comunicari-St. nat.*, 23, 287-294.

Kis, B. (1980): Orthoptere endemice in fauna Romaniei. - *Mus. Brukenthal - Studii si comunicari-St. nat.*, 24, 421-431.

Kindvall, O. (1996): Habitat heterogeneity and survival in a bush cricket metapopulation. - *Ecology*, 77, 207-214.

Kindvall, O. and Ahlen, I. (1996): Geometrical factors and metapopulation dynamics of the bush cricket, *Metrioptera bicolor* Philippi. - *Conserv. Biol.*, 6, 520-529.

Kohlmann T. (1996): Zur Heuschreckenfauna auf Ackerbrachen - Veränderungen nach 4 Jahren. - *Articulata*, 11, 29-35.

Kolozsvary, M.B. and Swihart, R.K. (1999): Habitat fragmentation and the distribution of amphibians: patch and landscape correlates in farmland. - Canadian Journal of Zoology/Revue Canadien de Zoologie, 77, 1288-1299.

Krausz, K., Pápai, J. and Gallé L. (1995): Composition of Orthoptera assemblages in grassland habitats at Lower-Tisza flood plain. - Tiscia, 29, 47-53.

Krausz, K. and Pápai, J. (1999): Distribution of Orthoptera populations in isolated habitats. - VIII. Eur. Ecol. Cong. Greece, 53.

Krausz, K., Pápai, J., Körmöczi, L. and Horváth, A. (2000): Structure of the Orthoptera assemblages in step-like habitat islands and neighbouring grasslands - Articulata, 15, 167-177.

Kripner L. (1991): Effects of competition, predation and weather on the organization of a grasshopper community. - M.S. thesis, Univ. of Michigan.

Milker, M.(1989): Regulation der Populationsdichte phytophager Insekten bei besonderer Berücksichtigung der "Abundanzfühler" und Eiablagehemmung - J. Appl. Ent, 107, 310-317.

Molnár, N. and Györffy, Gy.(1998): Indication of habitat quality and isolation by Auchenorrhyncha assemblages. - Tiscia, 31, 13-17.

Lawton, J.H. (1983): Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. - Ann. Rev. Entomol., 28, 23-39.

Lawton, J.H. and Schröder, D. (1978): Some observations on the structure of phytophagous insect communities: the structure of phytophagous insect communities: the implications for biological control. - Proc. 4th Int. Symp. Biol. Control Weeds, Gainesville, Florida, 1976, 57-73.

Láng, I.(1993): Környezetvédelmi lexikon II., Akadémiai kiadó, Budapest



Mabelis, A. and Mekenkamp, E. (1996): Grasshoppers in fragmented habitats - Proc. Exper. and Appl. Entomol., N.E.V. Amsterdam, 7, 151-152.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967): The theory of island biogeography. - Princeton University Press, Princeton.

Manly, B.F.J. (1991): Randomization and Monte Carlo methods in biology, Chapman and Hall eds., London

McNally, R.C. and Doolan, J.M.(1986): An empirical approach to guild structure: habitat relationships in nine species of eastern Australian cicadas. Oikos, 47, 33-46.

Nadig, A. (1962): Zusammenfassung und Herkunft der Orthopterenfauna des Engadins - Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges., 179-180.

Nadig, A. (1971): Über die zoogeographische Bedeutung der Engadins - Schweiz.Z.Hydrol., 33, 363-375.

Nadig, A. (1986): Oekologische Untersuchungen im Unterengadin. Heuschrecken (Orthoptera) - Résultats des recherches scientifiques entreprises au Parc National Suisse, 12, 103-167.

Nadig, A. & Thorens, P. (1994): Rote Liste der gefährdeten Heuschrecken der Schweiz. in: Duelli, P., Rote Listen der gefährdeten Tierarten der Schweiz - Hrsg. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, BUWAL-Reihe Rote Listen, EDMZ Bern, 66-68.

Nadig, A., Sauter, W. und Zoller, H. (1999): Oekologische Untersuchungen im Unterengadin. - Ergebn. wiss. Unters. schweiz. NationalParks, 12, 35-57.

Nagy, B. (1943): Adatok a Tiszántúl Orthoptera faunájának ismeretéhez. - Fol. Ent. Hung., 8, 33-44.

Nagy, B. (1944): A Hortobágy sáska- és szöcskevilága I. - Acta Sci. Math. Nat. Kolozsvár, 26, 3-61.

Nagy, B. (1949-50): Quantitative and qualitative investigation of the Saltoria on the Tihany peninsula. - Annls. Inst. biol. Pervest. Hung., Tihany, 1, 95-122.

Nagy, B. (1950a): A Dociostaurus crucigerus brevicollis Eversm. és az Oedipoda coerulescens L. (Orthoptera:Acrididae) imágók táplálékfogyasztására vonatkozó vizsgálatok. - Ann. Biol. Univ. Debreceniensis, 1, 229-240.

Nagy, B. (1950b): Adatok a Decticus verrucivorus L. (Orthoptera: Tettigonoidea) táplálékszükségletének kérdéséhez. - Ann. biol. Univ. Debreceniensis, 1, 222-228.

Nagy B. (1953): Bátorliget egyenesszárnyú-faunája (Orthoptera-Saltatoria). In: Székessy, V. (szerk.): Bátorliget élővilága, - Budapest, 1953, 187-194.

Nagy, B. (1953b): Adatok a magyarországi gabonaföldek Saltatoria-népességének ismeretéhez. - Ann. Inst. Protect. Plantarum, 6, 150-167.

Nagy, B. (1958): Ökológiai és faunisztikai adatok a Kárpát-medence sáskáinak ismeretéhez (Ecological and faunistical data to the knowledge of the locusts in the Carpathian Basin). - Folia Ent. Hung., 11, 217-232.

Nagy, B. (1974): Arealdynamik bei Insekten mitbesonderer Rücksicht auf einige mitteleuropische Saltatorien. - Fol. Ent. Hung., 27, 191-199.

Nagy, B. (1987): Vicinity as a modifying factor in the Orthoptera fauna of smaller biogeographical unit (32). In: Baccio M. Bacetti: Evolutionary Biology of Orthopteroid Insecta, Siena, Italy, 377-385.

Nagy, B. (1992): Role of Activity Pattern in Colonization by Orthoptera - Proceedings of the 4th ECE/XIII. SIEEC, Gödöllő, 351-363.

Nagy, B. (1996): Orthopteroid rovarok rekolonizációs viszonyai megnagyobbított feketefenyő tisztásokon - Természetvédelmi Közlemények 3-4, 55-63.

Nagy B. (1997): Az Orthoptera-fajok előfordulása, veszélyeztető tényezői a magyarországi főbb gyeptípusokban. - Kelemen J. (szerk.): Irányelvek a füves területek természetvédelmi szempontú kezeléséhez, 305-315.

Olfert, O. et al. (1990): Resistance of *Kochia scoparia* to Feeding Damage by Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). - J. Econ. Entomol., 83, 2421-2426.

Papp L. (1993): A repülő rovarok abundanciájáról (A légyfogás elmélete). - Akadémiai Kiadó, Budapest.

Pápai, J. and Krausz, K. (1998): Mozgásmintázat vizsgálata egyenesszárnyú rovarokon - Szegedi Ökológiai Napok, Szeged, 54.

Podani, J.(1988): SYN-TAX III User,s manual - Abstracta Botanica 12, Supplement I.

Pungor, Gy. (1900): Ordo: Orthoptera - In: A Magyar Birodalom Állatvilága (Fauna Regni Hungariae). A K.M. Természettudományi Társulat, Budapest.

Quinn M.A. and Walgenbach D.D. (1990): Influence of grazing history on the community structure of grasshoppers of mixed-grass prairie. - Environ. Entomol., 19, 1755-1766.

Quinn M.A., Kepner R.L., Walgenbach D.D., Bohls R.A. and Pooler P.D. (1991): Habitat characteristics and grasshopper community dynamics on mixed-grass rangeland. - Environ. Entomol, 20, 1788-1792.

Rácz, I. (1993): A Középdunai faunakerület (Kárpát-medence) Orthoptera faunájának genezise és biogeográfiai kapcsolatai; faunatípusok és közösségtípusok. - Kandidátusi értekezés, Debrecen.

Rácz, I. (1997): A homoki gyepek egyenesszárnyú (Orthoptera) együtteseinek szerveződési viszonyai. - IV. Magyar Ökol. Kongresszus, Pécs, 162.

Rácz, I. (1999): Biogeographical survey of the Orthoptera Fauna in Central Part of the Carpathian Basin (Hungary) - *Articulata*, 13, 53-69.

Redtenbacher, J. (1900): Die Dermapteren und Orthopteren von Oesterreich-Ungarn usw. Wien.

Ritchie M.E. and Tilman D. (1992): Interspecific competition among grasshoppers and their effect on plant abundance in experimental field environments. - *Oecologia*, 89, 524-532.

Rosenzweig, M.L.: (1995): Species Diversity in Space and Time, 1sted . - Cambridge University Press, Cambridge, 436.

Schauber, J.Ol. and Edge, W. D. (1997): Effects os habitat loss and fragmentation the behavior and demography of gray-tailed voles - *Conservation Biology*, 11, 945-956.

Schmitz, O. J. (1997): Press perturbation and the predictability of ecological interactions in a food web. - *Ecology*, 78, 55-69.

Siemann, E., Haarstad, J. and Tilman, D. (1999): Dynamics of plant and arthropod diversity during old field succession. - *Ecography*, 22, 406-414.

Slobodkin, L.B., Smith, F.E. and Hairston, N.G. (1967): Regulation in terrestrial ecosystems, and the implied balance of nature. - *American Naturalist*, 101, 109-124.

Stinson, C.S.A. and Brown, V.K. (1983): Seasonal changes in the architecture of natural plant communities and its relevance to insect herbivores. - *Oecologia*, 56, 70-78.

Strong, D.R., Simberloff, D. Abele, L.G. Thistle, A.B. (szerk.) (1984): *Ecological Communities*. - Princeton University Press, Princeton.

Southwood T.R.E (1978): *Ecological methods with particular reference to the study of insect populations (Second Edition)*, - Chapman and Hall, London

Southwood T.R.E., Brown V.K. and Reader P.M. (1979): The relationships of plant and insect diversities in succession. - *Biol. J. Linn. Soc.*, 12, 327-348.

Szőnyi, G. and Kincsek, I. (1986): Indication of spatial heteromorphy and community structure of Acridoidea-communities in a sandy grassland. - *Acta Biol. Szeged.*, 32, 141-156.

Szövényi, G. (1999): A magyar tarsza (*Isophya costata*, Brunner von Wattenwyl, 1878, Orthoptera, Tettigoniidae) ritkaságának okai, különös tekintettel mobilitási képességeire, diplomamunka, Budapest.

Thorens, P. & Nadig, A. (1997): *Atlas de distribution des Orthopteres de Suisse - CSCF/SZKF*.

Tóth, A. (1988): Szolnok megye Tiszántúli területének kunhalmai. I. - Zounok, Szolnok megyei levéltár évkönyve, Szolnok.

Tóth, A. (1999): Kunhalmok - KM Természetvédelmi Hivatala, Alföldkutatásért Alapítvány, Kisújszállás.

Vermeulen, H. J. W. and Veenbas G. (1991): The effect of Connections between Heathy Habitat fragments on the Survival of Stenotopic Ground-dwelling Arthropods - *Proceedings of the 4th ECE/XIII. SIEEC*, Gödöllő, 387-392.



Wagner, G. (2000): Eine Populationsgefährdungsanalyse der Rotflügeligen Ödlandschrecke, *Oedipoda germanica* (Latr. 1804) (Caelifera: Acrididae). - *Articulata*, 9, 1-126.

Wallaschek (1995): Untersuchung zur Zoozönologie und Zoobiotopbindung von Heuschrecken (Saltatoria) in Naturraum "Östliches Harzvorland". - *Articulata*, 5, 1-132.

White (1978): Energetics and consumption rates of alpine grasshoppers in New Zealand. - *Oecologia*, 33, 17-44.

Wilson, E.O. and Willis, E.O. (1975): Applied biogeography. - In: Cody, M.L. and Diamond J.M. (eds.): *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard Univ. Press, Cambridge, 521-543.